ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

2

ФЕВРАЛЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

УДК 581.524.12

А. Г. Боголюбов

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДСКАЗАНИЯ ИСХОДОВ ВНУТРИВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ И ИХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПРОВЕРКА. ПЛОТНОСТНАЯ ИНВАРИАНТНОСТЬ

A. G. BOGOLIUBOV. THEORETICAL PREDICTIONS AND EXPERIMENTAL TEST OF THE INTRASPECIFIC COMPETITION OUTCOMES. THE DENSITY INVARIANCE

Рассмотрена возможность применения модификации модели Моно для описания в пределах периода вегетации динамики массы однолетних растений в условиях внутривидовой конкуренции за незаменимые ресурсы. Указаны ограничения использования модели. Экспериментально проверена плотностная инвариантность разбиения пространства скоростей поступления ресурсов на области обеспечения лимитирования. Объект эксперимента — *Lolium multiflorum* Lam. var. *westerwoldicum* Wittm. Растения выращивались в вегетационном домике в контейнерах с песком. Выбраны 2 уровня плотности монокультуры и 5 режимов внесения KH_2PO_4, $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$. Получен теоретический спектр соотношений масс растений, соответствующий схеме эксперимента. Приведены данные по динамике массы растений и удельной скорости ее прироста. Проведен двухфакторный дисперсионный анализ полученных данных. На основе S-метода сравнений Шеффе подтверждено свойство плотностной инвариантности.

Представления математической теории трофической конкуренции видов (Абросов, 1975; Абросов, Ковров, 1977; Абросов и др., 1982; Абросов, Боголюбов, 1988), получившие удовлетворительное подтверждение в экспериментах с одноклеточными организмами (Фуряева и др., 1976; Абросов и др., 1977; Tilman, 1977, 1981; Grover, 1988), в последнее время активно привлекаются для объяснения исходов межвидовой конкуренции наземных сосудистых растений (McGraw, Chapin, 1989; Pidwirny, 1990; Tilman, Wedin, 1991a; Wilson, Tilman, 1991). Развивая данное направление, можно обогатить теорию сукцессий растительных сообществ (Tilman, 1985, 1987; Inoye et al., 1987; Carson, Barrett, 1988; Tilman, Wedin, 1991b), раскрыть природу доминирования видов (Tilman, 1982, 1987), переосмыслить принцип конкурентного исключения (Боголюбов, 1989) и перечислить факторы поддержания видового разнообразия сообществ (Абросов и др., 1982; Tilman, 1982; Абросов, Боголюбов, 1988; Онипченко, 1988; Боголюбов, 1989). Известны попытки соотнести взгляды на стратегии растений (Grime, 1979) с теорией трофической конкуренции (Tilman, 1988; Романовский, 1989).

В рамках этой теории все внимание сосредоточено на динамике биомассы популяции. Следовательно, неизбежны потери в описании многообразия реакций растений на конкурентные воздействия. Большинство приложений теории трофической конкуренции видов к растительным сообществам ограничивалось моделью межвидовой конкуренции за незаменимые ресурсы. Наиболее удачные интерпретации получены для результатов многолетних экспериментов. Тем не менее модель динамики биомассы популяции при потреблении нескольких незаменимых элементов питания в условиях внутривидовой конкуренции, положенная в основу модели межвидовой конкуренции, остается без необходимого экспериментального подтверждения. Также неясно, в какой мере эти

теоретические представления справедливы для объяснения трофической конкуренции растений в пределах одного вегетационного периода.

Модель. Свойство плотностной инвариантности

Предположения модели. Скорость прироста dX/dt биомассы популяции X равна разности между скоростью роста биомассы и скоростью ее потери. Скорость роста пропорциональна биомассе популяции с некоторым коэффициентом μ — удельной скоростью роста, зависящим от m концентраций $\boldsymbol{S} = (S_1, S_2, \ldots, S_m)$ потребляемых веществ (ресурсов) в среде. Иными словами, скорость роста равна $\mu(\boldsymbol{S})X$. Скорость потери биомассы популяции равна ρX. Удельная скорость потери биомассы ρ — постоянная величина. В отсутствие фитофагов и вне заметного влияния процессов отмирания и отчуждения органических остатков скорость потери массы растениями сопоставляется с интенсивностью темнового дыхания (Росс, 1975; Тооминг, 1977; Денисенко и др., 1988). Скорость изменения концентраций каждого i-го элемента минерального питания зависит от скорости его поступления извне A_i и скорости его удаления из данной среды D_iS_i. Обычно предполагают постоянство D_i удельной скорости удаления i-го вещества. Скорость потребления $\varphi_i(\boldsymbol{S}, X)$ i-го вещества зависит от концентраций минеральных веществ в среде и биомассы популяции. Когда все потребляемые вещества являются незаменимыми ресурсами, дополнительно накладывают ограничения, отражающие принцип минимума Либиха и идею согласования процессов роста с процессами потребления элементов минерального питания. Предполагается, что скорость роста биомассы пропорциональна скорости потребления i-го вещества: $\mu(\boldsymbol{S})X = \gamma_i\varphi_i(\boldsymbol{S}, X)$, $i = \overline{1,m}$ с некоторым коэффициентом использования i-го ресурса γ_i, а функция $\mu(\boldsymbol{S})$ удовлетворяет аппроксимации $\mu(\boldsymbol{S}) = \min\limits_i \{f_i(S_i)\}$, где $f_i(S_i)$, $i = \overline{1, m}$, — непрерывные неотрицательные возрастающие функции концентраций S_i.

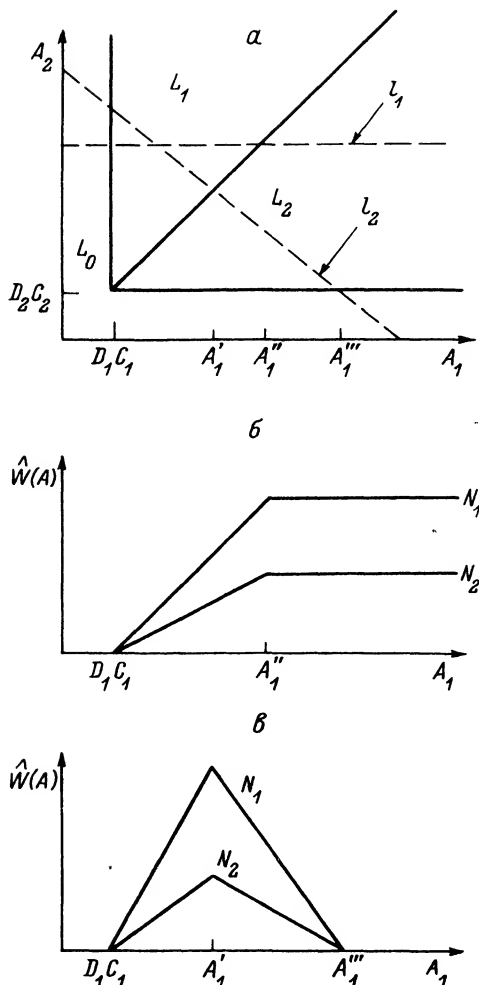
Биомасса популяции X равна произведению плотности численности N экз./м^2 и средней массы одной особи w. Следовательно, динамика биомассы зависит от изменений обоих этих характеристик. Рассматривая динамику массы растений в пределах одного вегетационного периода, ограничимся случаем, когда плотность популяции постоянна: $dN/dt = 0$. При этих предположениях уравнения модели будут иметь следующий вид:

$$dw/dt = (\mu(\boldsymbol{S}) - \rho)w, \quad dN/dt = 0,$$
$$dS_i/dt = A_i - D_iS_i - \gamma_i^{-1}\mu(\boldsymbol{S})Nw, \quad i = \overline{1, m}. \tag{1}$$

В этой модели нет явной зависимости скорости изменения массы растений от плотности популяции, но эта зависимость опосредована через концентрации элементов минерального питания, скорость изменения которых непосредственно зависит от N.

Плотностная инвариантность. Пусть концентрации потребляемых веществ $S_3, S_4, \ldots, S_5$ в среде настолько велики, что они не могут лимитировать рост массы растений. Пусть концентрации S_1 и S_2, напротив, могут лимитировать рост массы растений. Тогда пространство скоростей поступления ресурсов разбивается на три области — L_0, L_1 и L_2 (рис. 1, *а*). Предположим, что $(A_1, A_2) \in L_1$. Тогда существует единственное устойчивое равновесное состояние, в окрестности которого скорость роста массы растений лимитируется первым ресурсом. Концентрация лимитирующего элемента минерального питания, при которой процессы роста и потери массы растений сбалансированы друг с другом, равна $C_1 = \mu^{-1}(\rho) = f_1^{-1}(\rho)$. Аналогичная картина получается при $(A_1, A_2) \in L_2$. В этом

Рис. 1. Разбиение пространства скоростей поступления ресурсов на области обеспечения лимитирования (*а*) и поведение равновесной массы растений вдоль направлений l_1 (*б*) и l_2 (*в*).



случае скорость роста лимитируется вторым элементом минерального питания, стационарная концентрация которого равна $C_2 = f_2^{-1}(\rho)$. Когда скорость поступления по крайней мере одного из ресурсов ниже критической величины D_iC_i (см. область L_0 на рис. 1, *а*), тогда нормальная жизнедеятельность растений не обеспечивается этим *i*-м ресурсом. Линия переключения лимитирования, разделяющая области L_1 и L_2, имеет коэффициент наклона, равный γ_q/γ_2. По предположениям модели, коэффициенты использования ресурсов γ_i и удаления ресурсов из среды D_i, $i = 1, 2$, не зависят от плотности популяции N. Удельные скорости роста μ и потерь массы растений ρ также не зависят от плотности популяции. Следовательно, величины C_i равновесных концентраций элементов минерального питания, удовлетворяющие уравнению $C_i = f_i^{-1}(\rho)$, также не зависят от N. Таким образом, разбиение пространства скоростей поступления ресурсов на области лимитирования L_1, L_2 инвариантно относительно плотности популяции растений N.

Изменение массы растений вдоль градиента поступлений ресурсов. Обычно разбиение пространства скоростей поступления ресурсов на области лимитирования изначально неизвестно. Однако варьирование скоростями поступления ресурсов и последующее измерение массы растений могут внести ясность в вопрос о расположении линии переключения лимитирования. Пусть варьируется скорость поступления первого потребляемого вещества A_1 при постоянстве уровня поступления второго, например, так, как показано линией l_1 на рис. 1, *а*. Тогда величина равновесной массы растений $\hat{w}(A)$ возрастает при лимитировании их роста первым ресурсом и не изменится, если лимитирование этим ресурсом снято (рис. 1, *б*). Пусть по мере возрастания уровня поступления первого ресурса скорость поступления второго убывает, например, вдоль линии l_2 на рис. 1, *а*. Тогда масса растений возрастает, если лимитирующим является первый ресурс и, напротив, убывает в условиях лимитирования вторым ресурсом (рис. 1, *в*). В обоих случаях при одинаковых трофических условиях масса растений, произраставших при более высокой плотности N_2, уступает массе растений, произраставших в условиях с более низкой плотностью N_1. Вместе с тем при одинаковых уровнях поступления ресурсов равновесные величины биомассы монокультур различных плотностей совпадают: $N_1\hat{w}_1(A) = N_2\hat{w}_2(A)$.

Равновесная масса растений. Отмеченные свойства модели справедливы в окрестности равновесного состояния популяции. Если модель используется на временах, намного превосходящих продолжительность жизненного цикла, то за «равновесную массу растений» разумно принимать повторяющуюся из года в год среднюю массу растений. В данной работе проверяется справедливость модели (1) для однолетних растений в пределах одного периода вегетации. Поэтому выражение «равновесная масса растений» требует идентификации. Начало вегетации характеризуется активацией процессов побего- и корнеобразования. Это приводит к интенсивному наращиванию массы растений. Обычно к фазам цветения и плодоношения прирост массы замедляется, а при дальнейшем развитии, когда скорости образования органического вещества уступают скоростям отмирания и отчуждения остатков, масса растений неизбежно уменьшается. Следовательно, в пределах фаз цветения и плодоношения достигается равновесие между скоростью роста массы растений и скоростью ее потери. Поэтому массу, которой обладают растения в период цветения и плодоношения, можно полагать близкой к теоретической равновесной массе $\hat{w}(A)$.

Ограничения модели. Из модели следует устойчивость равновесия $(\hat{w}, \hat{S}_1, \hat{S}_2)$ при достаточных скоростях поступления ресурсов. Иначе говоря, если средняя масса растений достигла равновесной величины $\hat{w}$ и одновременно концентрация лимитирующего минерального элемента в среде не изменяется, то средняя масса растений будет оставаться равной $\hat{w}(A)$ сколь угодно долго. Картина, подобная своеобразному «бессмертию», неудовлетворительна, но выход из этого затруднительного положения может быть найден. Действительно, в модели предполагается, что удельные скорости роста и потери массы вместе с коэффициентами использования ресурсов не зависят от фаз развития растений. Но данное предположение — не более чем приближение к реальности. Если рассматриваемое равновесие достигается, например, в фазе цветения, но уже при плодоношении нарушается, то упомянутое предположение лучше всего отвергнуть по крайней мере для следующих за цветением фаз развития. Для многих однолетних растений, у которых по окончании плодоношения полностью прекращается ассимиляция, в фазе отмирания можно полагать $\mu = 0$. Таким образом, стационарные предсказания модели (рис. 1) нельзя распространять далеко за пределы тех фаз развития, для которых характерно равновесие между процессами роста и потери массы растений.

Задачи. Первый вопрос относится к свойству плотностной инвариантности. Данное свойство означает следующее: если режим поступления ресурсов обеспечивает в монокультуре с плотностью N_1 лимитирование роста массы некоторым элементом S, то такой же режим будет обеспечивать лимитирование роста элементом S в монокультуре с любой другой плотностью N_2. Для опровержения этой теоретической гипотезы необходимо в монокультурах разных плотностей зафиксировать различия в лимитировании роста растений, выращенных при одинаковых режимах поступления ресурсов.

Нежелательную механистичность модели (1), по-видимому, можно преодолеть, согласовав описание динамики массы растений с описанием динамики количества побегов и спектров фенофаз. Поэтому требуется выяснить, лимитируются ли скорости побегообразования и развития растений теми же ресурсами, что и скорость роста их массы. Одновременно желательно установить зависимость удельной скорости побегообразования от фенофаз растений, существование которой можно косвенно трактовать как альтернативу исходному предположению модели о независимости прироста массы растений от стадии их развития.

Методика

Объект. В качестве объекта эксперимента была выбрана однолетняя разновидность райграса многоцветкового *Lolium multiflorum* Lam. var. *westerwoldicum* Wittm. (райграс вестервольдский, или иначе — райграс однолетний). Эксперимент проводился с растениями сорта Изорский. Райграсу однолетнему свойственны интенсивный и растянутый вплоть до созревания период побегообразования (Медведев, Сметанникова, 1981), что позволяет исследовать динамику не только массы растений, но и количества их побегов.

Условия. Эксперимент проводился в вегетационном домике 2.5 шир., 3.8 м дл. и 2.0 м выс., расположенном на открытом, хорошо освещенном месте берега оз. Отрадное Приозерского р-на Ленинградской обл. на научно-опытной станции Ботанического института РАН. Вегетационный домик был покрыт плотной полиэтиленовой пленкой и ориентирован с севера на юг.

Контейнеры. Для эксперимента использовались светлые пластмассовые контейнеры с линейными размерами 40×40 см и глубиной 15 см, со слегка закругленными углами. Каждый контейнер имел 5 дренажных отверстий (4 по углам и 1 в центре) 5 мм в диам.

Субстрат. В качестве субстрата был взят тщательно просеянный и промытый песок объемной плотностью 2.02 г/см^3, размеры частиц которого не превышали 3 мм в поперечнике. На дно контейнеров для обеспечения дренажа ровным слоем укладывалась речная галька 5—15 мм в поперечнике. Объем вносимой гальки равнялся: для фракции 5—10 мм — 900 см^3, для фракции 10—15 мм — 500 см^3. Затем в контейнеры равномерно укладывался песок в объеме 21 дм^3, весом 42 кГ. Объем всего субстрата составлял 22.4 дм^3 при высоте укладки 14 см. В 100 г песка содержалось 6.29 ± 0.16 мг P, 1.06 ± 0.08 мг K, 0.8 ± 0.5 мг Mg; pH водной вытяжки 6.63 ± 0.05 ($n = 5$).

Исходный материал. 29 V 1989 семена райграса однолетнего были высеяны в деревянные рассадные ящики с хорошо удобренной почвой. В течение 2 недель они находились в вегетационном домике и регулярно обильно поливались. К 2 VI большая часть семян проросла. 13 VI проростки пересаживали в контейнеры с песком. Для этого две боковые стенки рассадного ящика аккуратно отрывали и брикет с почвой и побегами помещали в воду. Затем корни райграса тщательно и осторожно отмывали от почвы. Растения, не достигшие стадии 2 листьев или опередившие ее в своем развитии, отбраковывали. Масса сухого вещества взятых проростков составляла 7.6 ± 1.1 мг, их побегов — 2.9 ± 0.5 и корней — 4.8 ± 0.7 мг при отношении массы побегов к массе корней 0.62 ± 0.08 ($n = 10$).

Начальные плотности. В контейнерах с увлажненным песком по трафарету проделывали углубления размером 4 см гл. и 1 см в диам., в которые помещали проростки райграса однолетнего. 3 любых соседних растения располагались в вершинах правильного треугольника с длинами сторон 8 см в первой группе контейнеров и 5 см — во второй. В каждом контейнере размещалось или 20 растений при плотности $N_1 = 125$ экз./м^2, или 72 растения при плотности $N_2 = 450$ экз./м^2. Было подготовлено по 15 контейнеров с низкой и высокой плотностью.

Режимы внесения элементов минерального питания. На протяжении всего эксперимента в каждом контейнере поддерживался один раз выбранный режим внесения элементов минерального питания. Ежесуточно (преимущественно в утренние часы) на поверхность каждого контейнера с растениями вносилось по 1 л колодезной воды, содержащей 57 ± 3 мг/л P, 2.5 ± 0.5 мг/л Mg, 1.8 ± 0.2 мг/л K и следовые количества азота и кальция. Концентрация серы не выяснялась. Один раз в 6 сут (13, 19, 25 VI и 1, 7, 13 VII) к 1 л колодезной воды добавляли нитрат кальция, фосфат калия и сульфат магния. Было выбрано 5 вариантов внесения элементов минерального питания (режимов обработки) (табл. 1). Ежесуточные режимы внесения элементов мине-

ТАБЛИЦА 1

Варианты внесения удобрений, г 1 раз в 6 сут

Соль	Режимы				
	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	2.0	2.0	2.0	2.0	—
KH_2PO_4	0.5	1.0	—	—	—
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.5	—	1.0	—	—

ТАБЛИЦА 2

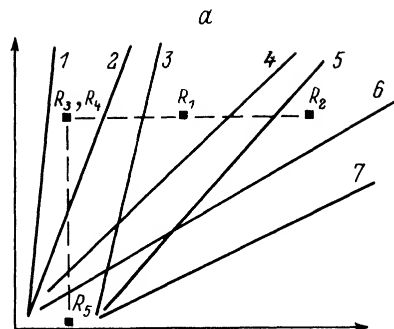
Режимы поступления элементов минерального питания, г/сут · м^2

Элемент	Режимы				
	R_1	R_2	R_3	R_4	R_5
N	0.25	0.25	0.25	0.25	0.00
P	0.47	0.59	0.36	0.36	0.36
S	0.07	—	0.14	—	—
K	0.16	0.31	0.01	0.01	0.01
Ca	0.35	0.35	0.35	0.35	0.00
Mg	0.07	0.02	0.12	0.02	0.02

рального питания с учетом состава колодезной воды представлены в табл. 2. Для определения A_i, г/м^3·сут, — скоростей поступления ресурсов, величины, приведенные в табл. 2, нужно поделить на 0.14 м — глубину заделки субстрата.

Факторы. Эксперимент задуман по полной двухфакторной схеме с двумя независимыми факторами — плотностью (N) и трофическим фактором (R, или режимом обработки). Варианты опыта (N_i, R_j) характеризовались плотностью монокультуры N_i, $i = 1, 2$, и режимом обработки R_j, $j = \overline{1, 5}$. Для каждого из режимов обработки было подготовлено по 3 контейнера с плотностью 125 экз./м^2 и по 3 контейнера с плотностью 450 экз./м^2.

Наблюдения. Регулярно (20, 25, 30 VI и 2, 7, 12, 18 VII) отмечали фенофазы всех растений. Все стадии развития, за исключением фазы кущения, отмечались по фенофазе наиболее продвинутого побега. Одновременно подсчитывали количество побегов. 25 VI, 7 и 18 VII в 10 контейнерах (по 1 из каждого варианта эксперимента) побеги всех растений аккуратно срезали, укладывали в пакеты и помещали в темное, сухое и хорошо проветриваемое помещение. К отаве привязывали этикетки с номерами растений. Контейнер быстрым движением опрокидывали на полиэтиленовую пленку и осторожно отделяли от субстрата. Насквозь пронизанный корнями кулич помещали под умеренную струю воды, которая плавными движениями перемещалась вдоль всей поверхности. Каждый песчаный брикет с корнями располагали под углом в 3—5° к линии горизонта, что обеспечивало вынос песка, увлекаемого слабым потоком воды. Промывка корней в вариантах с низкой плотностью занимала от 0.5 до 1.5 ч, с высокой — от 1.5 до 4.0 ч. Операции по освобождению корней от большей части песка не приводили к их отделению друг от друга. Для этого их помещали на несколько часов в контейнер с водой. Затем, притрагиваясь только к оставшейся базальной части побегов, не допуская значительных усилий и резких движений, корни отделяли друг от друга, слегка подсушивали в тени, укладывали в бумажные пакеты и переносили в темное, сухое и проветриваемое помещение. Корни отмывали не позднее следующих суток после начала фиксации побегов. Перед взвешиванием все корни и побеги высушивали в термостате при температуре 60° в течение 4—6 ч.



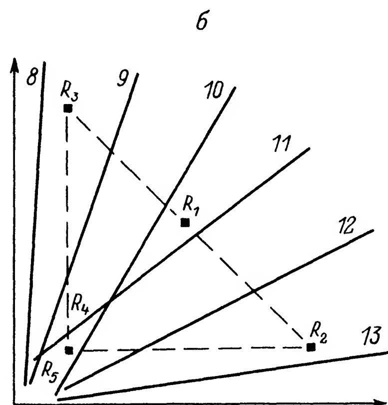


Рис. 2. Возможные расположения линий переключения лимитирования относительно режимов поступления калия и азота (*а*), калия и магния (*б*).

Числа над линиями переключения лимитирования соответствуют гипотезам $Г_k$; R_j, $j=\overline{1,5}$ — проекции режимов поступления ресурсов. По осям абсцисс — скорость поступления калия; по осям ординат: *а* — скорость поступления азота, *б* — скорость поступления магния.

Теоретические предсказания. Параметры модели (1) неизвестны. Однако, отталкиваясь от схемы эксперимента и опираясь на свойства модели (рис. 1), к моменту цветения большей части растений можно выявить спектр возможных соотношений средних масс растений в зависимости от характера лимитирования. Остановимся на случае, когда другие факторы, кроме азота и калия, не выступают в качестве лимитирующих. Нанесем на плоскость скоростей поступления калия и азота величины, соответствующие режимам обработки (рис. 2, *а*). Возможны 7 различных вариантов расположения линии переключения лимитирования относительно принятых в эксперименте скоростей поступления азота и калия. Каждому гипотетическому варианту расположения линии переключения соответствует своя система неравенств для масс растений (табл. 3). Скорости поступления ресурсов из областей, расположенных на рис. 2, *а* выше линии переключения, обеспечивают лимитирование калием, ниже — лимитирование азотом. Например, при 2-м гипотетическом варианте расположения линии переключения (рис. 2, *а*, *2*) варианты R_3 и R_4 обеспечивают лимитирование калием, а все остальные — лимитирование азотом. Соотношение средних масс растений приведено в строке 2 табл. 3. Рассмотрим случай, когда элементы магния или калия выступают в качестве лимитирующих ресурсов. На рис. 2, *б* показаны гипотетические варианты расположения линии переключения относительно режимов поступления элементов минерального питания. Соответствующие этим вариантам соотношения средних масс растений приведены в строках 8—13 табл. 3. Осталось сформулировать группу гипотез о соотношении средних масс растений в условиях,

ТАБЛИЦА 3

Соотношения финальных масс растений в зависимости от расположения линии переключения при фиксированной плотности

№ п/п	Гипотеза	Соотношения	№ п/п	Гипотеза	Соотношения
1	$Г_1$	$w_5<w_4=w_3=w_2=w_1$	9	$Г_9$	$w_5\leqslant w_4=w_2<w_1$, $w_4<w_3$, $w_1\gtrless w_3$
2	$Г_2$	$w_5<w_4=w_3<w_2=w_1$	10	$Г_{10}$	$w_5\leqslant w_4=w_3<w_2<w_1$
3	$Г_3$	$w_5=w_4=w_3<w_1=w_2$	11	$Г_{11}$	$w_5\leqslant w_4=w_2<w_3<w_1$
4	$Г_4$	$w_5<w_4=w_3<w_1<w_2$	12	$Г_{12}$	$w_5\leqslant w_4=w_3<w_1$, $w_4<w_2$, $w_1\gtrless w_2$
5	$Г_5$	$w_5=w_4=w_3<w_1<w_2$	13	$Г_{13}$	$w_5\leqslant w_4=w_3<w_1<w_2$
6	$Г_6$	$w_5<w_4=w_3<w_1<w_2$			
7	$Г_7$	$w_5<w_4=w_3<w_1<w_2$			
8	$Г_8$	$w_5\leqslant w_4=w_2<w_1<w_3$			

когда снято лимитирование элементами фосфата калия и в качестве лимитирующих факторов выступают концентрации элементов нитрата кальция и сульфата магния. В этом случае спектр возможных расположений линий переключения лимитирования относительно режимов поступления элементов минерального питания будет напоминать рис. 2, *а*, с той лишь разницей, что на оси абсцисс отложится скорость поступления магния, а символы R_2 и R_3 поменяются местами. В свою очередь во всех неравенствах от Γ_1 до Γ_7 (табл. 3) индексы 2 и 3 также необходимо переставить.

Выбранная схема внесения минеральных веществ (табл. 1) не позволяет отличать лимитирование азотом от лимитирования кальцием, лимитирование калием от лимитирования фосфором, лимитирование магнием от лимитирования серой. Поэтому на осях рис. 2 можно откладывать скорости поступления фосфора вместо калия, кальция вместо азота и серы вместо магния. Соответственно гипотезы Γ_k, $k=\overline{1, 13}$, можно интерпретировать в терминах лимитирования фосфором, кальцием и серой.

Результаты

Средняя масса растений. Динамика средней массы растений в различных вариантах эксперимента во все сроки наблюдений приведена в табл. 4. Эти данные подверглись двухфакторному дисперсионному анализу (Шеффе, 1980). Вычисления проводились в рамках статистической модели с постоянными факторами. Выявлены высокозначимые главные эффекты плотности (табл. 5, строка 1) и режимов обработки (табл. 5, строка 2). Кроме того, факторы плотности и режима обработки оказали высокозначимые неаддитивные воздействия на массу растений (табл. 5, строка 3). Обычно трудно преодолеть теоретические препятствия при объяснении «взаимодействия» факторов (Шеффе, 1980). Тем не менее значимые неаддитивные эффекты, как правило, соответ-

ТАБЛИЦА 4

Средние величины и стандартные отклонения массы одного растения, г

Плотность, экз./м^2	№ режима	Сроки наблюдений		
		25 VI	7 VII	18 VII
125	*1*	0.149±0.015 (18)	1.13±0.076 (19)	3.58±0.337 (20)
	2	0.119±0.003 (20)	0.95±0.086 (20)	2.53±0.222 (20)
	3	0.077±0.005 (20)	0.43±0.049 (20)	1.33±0.225 (20)
	4	0.062±0.005 (19)	0.30±0.028 (20)	1.58±0.055 (20)
	5	0.037±0.003 (18)	0.32±0.029 (20)	0.68±0.068 (20)
450	*1*	0.087±0.005 (20)	0.57±0.019 (40)	0.65±0.062 (37)
	2	0.119±0.006 (20)	0.49±0.030 (37)	0.84±0.063 (32)
	3	0.037±0.005 (42)	0.23±0.016 (40)	0.58±0.059 (33)
	4	0.037±0.005 (20)	0.21±0.016 (42)	0.64±0.046 (36)
	5	0.044±0.003 (20)	0.16±0.009 (36)	0.22±0.014 (39)

Примечание. В скобках указано число измерений.

ТАБЛИЦА 5

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показателей w, X и f

№ п/п	Источник дисперсии	Время от начала эксперимента, сут								
		12-е			24-е			35-е		
		SS	ν	$\mathcal{F}$	SS	ν	$\mathcal{F}$	SS	ν	$\mathcal{F}$
				Масса растения w, г						
1	N	0.016	1	15.9**	5.44	1	172.0**	116.9	1	281.0**
2	R	0.821	4	200.4**	17.50	4	138.5**	87.0	4	52.4**
3	$N \times R$	0.027	4	6.7**	2.12	4	16.8**	157.6	4	94.6**
4	Ошибки	0.212	207		8.97	284		111.3	267	
				Биомасса монокультуры X, г/м^2						
5	N	22316	1	215.7**	315535	1	141.3**	28664	1	1.6
6	R	17312	4	41.8**	972594	4	108.9**	2600060	4	36.5**
7	$N \times R$	3970	4	9.6**	19357	4	2.2	553007	4	7.8**
8	Ошибки	21418	207		634058	284		4749625	267	
				Удельная скорость прироста массы f, 1/сут						
9	N	1.82	1	3.5	1.168	1	1.4	6.350	1	16.3*
10	R	14.28	4	6.9*	0.872	4	0.3	8.654	4	5.5
11	Ошибки	2.07	4		3.292	4		1.555	4	

Примечание. SS — сумма квадратов, ν — число степеней свободы, $\mathcal{F}$ — статистика F-критерия, в строках 9—11 столбцов SS приведены величины, равные $SS \cdot 10^3$; значимо: * — при $\alpha = 0.05$, ** — при $\alpha = 0.001$.

ствуют нелинейности воздействия факторов на исследуемый показатель. В данном случае обнаруженные неаддитивные эффекты хорошо согласуются с предположением модели (1) о пропорциональности скорости потребления минеральных веществ функции $\mu\ (\mathbf{S})Nw$, в которую нелинейно входят величины плотности и концентраций минеральных веществ в среде. Для выявления воздействия плотности и трофических условий на массу растений потребовалось всего 12 сут с начала эксперимента. К этому времени еще ни одно растение не колосилось, хотя большинство из них вышло в трубку. Следовательно, внутривидовая трофическая конкуренция сказывается на массе растений даже при благоприятных условиях произрастания через непродолжительные промежутки времени, за которые растения успевают преодолеть не более двух стадий своего развития.

Биомасса. Исходным материалом для двухфакторного дисперсионного анализа биомассы, г/м^2, служили данные табл. 4. В качестве оценки средней биомассы монокультуры с плотностью N_i, произраставшей при режиме обработки R_j, принималась величина $X_{ij} = N_i w_{ij}$, где w_{ij} — средняя масса растений. Оценка дисперсии биомассы равнялась $\sigma_{ij}^2 = N_i^2 s_{ij}^2$, где s_{ij}^2 — оценка дисперсии массы растений. Трофические условия оказывали высокозначимые воздействия на биомассу во все сроки наблюдений (табл. 5, строка 6). Высокозначимые главные эффекты плотности были обнаружены только на 12-е и 24-е сут эксперимента (табл. 5, строка 5). На последней стадии эксперимента к моменту цветения большинства растений главные эффекты плотности не были значимы. Сущность происшедшего с биомассой к 35-м сут эксперимента помогут прояснить данные, представленные на рис. 3 и 4. Штриховая линия на рис. 3 соединяет точки средневзвешенной оценки биомассы $\sum_i K_{ij}X_{ij}/\sum_i K_{lj}$ в вариантах с одинаковым режимом обработки; K_{ij} — число наблюдений в вариантах (N_i, R_j). Флуктуации биомассы монокультур различных плотностей около штриховой линии, скорее, хаотичны, чем закономерны. На рис. 4 показана динамика среднего отношения $u = (1/5) \sum_j X_{2j}/X_{1j}$ биомасс монокультур разных плотностей. Показатель u в полном соответствии с законом «постоянства конечного урожая» довольно быстро понижается от начальной величины, равной 3.6, до 1.21 ± 0.05 ($\alpha = 0.05$) к моменту цветения. На более ранних стадиях развития биомасса монокультуры с высокой плотностью систематически превышала биомассу монокультуры с низкой плотностью. Поэтому дисперсионный анализ показал высокозначимые эффекты фактора плотности на 12-е и 24-е сут эксперимента. Но когда на 35-е сут биомассы монокультур, произраставших при одинаковых режимах внесения минеральных веществ, выравниваются, влияние плотности становится недостоверным. Иными словами, к моменту цветения райграса однолетнего биомасса его монокультур определялась не плотностью, а трофическими условиями произрастания.

На 35-е сут обнаруживаются высокозначимые неаддитивные эффекты воздействия факторов N и R на биомассу монокультуры (табл. 5, строка 7). Поэтому формально нельзя считать окончательно доказанным отсутствие влияния плотности монокультуры на ее биомассу к моменту цветения растений. На соответствие результатов эксперимента свойству плотностной инвариантности модели (1) указывает отсутствие именно главных эффектов плотности. Вместе с тем, по-видимому, неаддитивное влияние плотности вполне согласуется с моделью (1). Действительно, в уравнениях (1) скорости потребления минеральных веществ пропорциональны неаддитивной функции плотности монокультуры, средней массы растения и концентрации лимитирующего элемента в среде.

Реакции биомассы на изменения трофических условий очень далеки от случайных. Если внимательно посмотреть на рис. 3, то можно заметить практическое совпадение биомасс монокультур, обработанных в режимах R_1 и R_2. Биомассы монокультур при режимах внесения минеральных веществ R_3 и R_4 также не

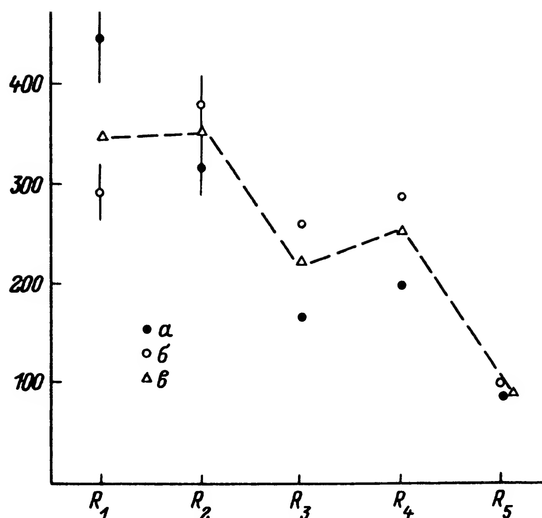


Рис. 3. Биомассы монокультур на 35-е сут эксперимента.

Варианты: *а* — $N_1 = 125$, *б* — $N_2 = 450$ экз./м^2; *в* — средневзвешенная оценка биомассы монокультур разных плотностей. По оси абсцисс — режимы поступления ресурсов; по оси ординат — биомасса, г/м^2.

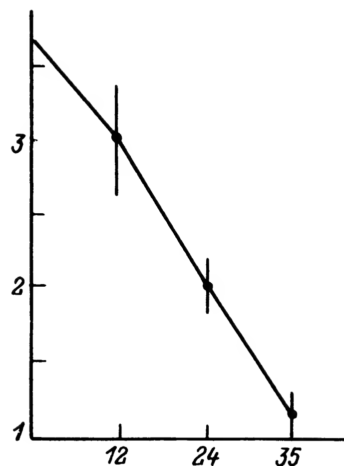


Рис. 4. Динамика среднего отношения *u* биомасс монокультур.

По оси абсцисс — время, сут; по оси ординат — *u*.

очень сильно различаются. Для всей совокупности этих данных, скорее всего, справедливо неравенство типа Γ_2 (табл. 3): $P_1 = P_2 > P_3 = P_4 > P_5$, где $P_j = (X_{1j} + X_{2j})/2$ — средняя биомасса монокультур, выращенных при режиме обработки R_j. Сравнения главных эффектов трофического фактора на основе S-метода (Шеффе, 1980) убеждают в справедливости гипотезы Γ_2. Согласно S-методу, нулевые статистические гипотезы $H_0 : P_1 = P_2$ и $H_1 : P_3 = P_4$ принимаются, а гипотезы $H_2 : P_1 + P_2 = P_3 + P_4$ и $H_3 : (P_3 + P_4)/2 = P_5$ отвергаются на 5%-м уровне значимости. Вся необходимая информация для проверки этих нулевых гипотез содержится в табл. 4 и 5.

Удельная скорость прироста массы растений. В каждом варианте опыта (N_i, R_j) на основе табл. 4 можно получить оценку удельной скорости прироста массы растений для интервала наблюдений Δt по формуле

$$f_{ij} = (1/\Delta t) \ln [w_{ij}(t + \Delta t)/w_{ij}(t)].$$

Динамика этого показателя приведена на рис. 5. Хорошо видно его систематическое снижение. Следовательно, подтверждается исходное предположение о стабилизации скорости прироста массы к моменту цветения растений. На ранних стадиях развития растений двухфакторным дисперсионным анализом с одним наблюдени[illegible] з ячейке выявляется существование зависимости удельной скорости прироста [illegible] ы от трофических условий произрастания (табл. 5). В период с 25 VI по 7 VII, когда растения активно образовывали стебли и переходили к колошению, ни трофические условия, ни плотность монокультуры не оказывали значимого влияния на показатель f. Однако в последние сроки наблюдений, когда растения колосились и переходили к цветению, плотность монокультуры значимо повлияла на удельную скорость прироста массы. Монокультуры с высокими плотностями быстрее устремлялись к равновесию между скоростью роста

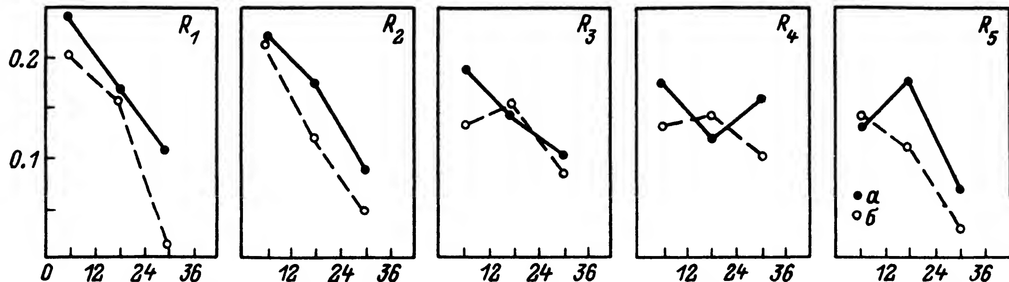


Рис. 5. Динамика удельной скорости прироста массы f при различных режимах поступления ресурсов R_j, $j = \overline{1, 5}$.

Варианты: *а* — $N_1 = 125$, *б* — $N_2 = 450$ экз./м^2. По оси абсцисс — время от начала эксперимента, сут; по оси ординат — f, 1/сут.

массы и скоростью ее потери. В контексте модели (1) это объясняется более интенсивным потреблением ресурсов монокультурами с высокой плотностью.

Обсуждение

Задача данной работы — проверить справедливость стационарных предсказаний модели (1) (рис. 1) для описания в пределах периода вегетации поведения биомассы монокультур однолетних растений. К сожалению, в модели не учитываются характеристики жизненного цикла и, оставаясь строго в ее рамках, нельзя решить, в какой фенофазе можно ожидать баланса между скоростями ассимиляции и потери органического вещества. Согласно полученным данным (рис. 5), исходное предположение о существовании равновесия между этими процессами при цветении и плодоношении растений по меньшей мере оправдано. Благодаря этому предположению «закон постоянства конечного урожая» (рис. 4) следует из модели (1). Вместе с тем вряд ли допустимо использование модели (1) для описания внутривидовой конкуренции однолетних растений после завершения их плодоношения без привлечения дополнительных сведений об интенсивности ассимиляционных процессов на поздних стадиях развития.

Для проверки свойства плотностной инвариантности модели (1) требовалось сопоставить исходы конкуренции растений на стадии их цветения с одной из возможных гипотез Γ_k (табл. 3; рис. 2). Если для монокультур с низкой плотностью оказалась бы справедливой одна гипотеза, а для монокультур с высокой плотностью — другая, то экспериментальные результаты опровергали бы плотностную инвариантность исходов конкуренции. Данные эксперимента, напротив, независимо от плотности монокультур согласуются с гипотезой Γ_2, в соответствии с которой рост массы растений при поступлении минеральных веществ в режимах R_1, R_2 и R_5 лимитируется концентрациями азота (или кальция), а при режимах R_3 и R_4 — калия (или фосфора). Остановимся на деталях сопоставления данных с гипотезой Γ_2. Методом S-сравнений удалось показать, что средние биомассы P_j монокультур с различными плотностями N_1 и N_2 удовлетворяют неравенству $P_1 = P_2 > P_3 = P_4 > P_5$, которое следует из гипотезы Γ_2 разбиения пространства скоростей поступления ресурсов и плотностной инвариантности этого разбиения. Первоначально в целях доказательства гипотезы Γ_2 был проведен однофакторный дисперсионный анализ массы растений при фиксированной плотности монокультур. В вариантах с плотностью 125 экз./м^2 гипотеза Γ_2 принималась на 1%-м уровне значимости и отвергалась на 5%-м. В монокультурах с плотностью 450 экз./м^2 картина оказалась обратной: гипотезу Γ_2 можно было принимать на 5%-м уровне значимости и отвергать на 1%-м. Манипуляции уровнем значимости не могли убедительно подтвердить или опровергнуть свойство плотностной инвариантности. В такой ситуации было естественным применение двухфактор-

ного анализа, который методически предпочтительнее однофакторного. В результате не было выявлено значимых главных эффектов воздействия плотности на финальную биомассу монокультур (табл. 5, строка 7). Следовательно, ее влияние можно рассматривать как случайное (рис. 3). Таким образом, экспериментальные данные согласуются с плотностной инвариантностью разбиения пространства скоростей поступления ресурсов на области обеспечения лимитирования.

Обоснование модели (1) опирается на представления о скоростях поступления ресурсов, потребления минеральных веществ и прироста массы и одновременно не отражает многие стороны внутривидовой конкуренции наземных сосудистых растений. Поэтому описание динамики массы растений в условиях внутривидовой трофической конкуренции с помощью модели (1) успешно в той мере, в какой полон список принятых во внимание характеристик и процессов. При расширении этого списка в целях преодоления некоторой механистичности модели, по-видимому, потребуется считаться со свойством плотностной инвариантности, подтвержденным результатами этой работы.

Я очень признателен В. И. Василевичу, Б. Н. Норину, В. Г. Онипченко, М. Вит. Маркову и В. Ю. Нешатаеву за плодотворное обсуждение этой работы, Р. А. Васильеву, В. П. Кирилловой, А. В. Потокину, Г. П. Меньшиковой и Т. Коробейниковой за оказанную помощь в проведении эксперимента. Я с большой теплотой буду вспоминать активную и доброжелательную дискуссию вокруг данной работы, состоявшуюся на заседании Московского общества испытателей природы 26 февраля 1992 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросов Н. С. Теоретическое исследование механизма регуляции видовой структуры сообщества автотрофных организмов // Экология. 1975. № 6. С. 5—14. — *Абросов Н. С., Боголюбов А. Г.* Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 332 с. — *Абросов Н. С., Ковров Б. Г.* Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск: Наука, 1977. 190 с. — *Абросов Н. С., Ковров Б. Г., Черепанов О. А.* Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука, 1982. 302 с. — *Абросов Н. С., Печуркин Н. С., Фуряева А. В.* Анализ конкуренции гетеротрофных организмов // Экология. 1977. № 5. С. 45—51. — *Боголюбов А. Г.* О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видового разнообразия сообществ // Биол. науки. 1989. № 11. С. 5—18. — *Денисенко Е. А., Поленок С. П., Семенов М. А.* Модель агроценоза яровой культуры. М.: ВЦ АН СССР, 1988. 27 с. — *Медведев П. Ф., Сметанникова А. И.* Кормовые растения европейской части СССР. Л.: Колос, 1981. 336 с. — *Онипченко В. Г.* Механизмы поддержания видового богатства фитоценозов: проблемы и перспективы исследований // Перспективы теории фитоценологии. Тарту, 1988. С. 5—10. — *Романовский Ю. Э.* Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биол. науки. 1989. № 11. С. 18—31. — *Росс Ю. К.* Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 342 с. — *Тооминг Х. Г.* Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 200 с. — *Фуряева А. В., Филиппова Г. И., Гладченко А. М.* Сосуществование различных видов дрожжей при непрерывном культивировании // Гидролизная и лесохимическая промышленность. 1976. № 4. С. 9—19. — *Шеффе Г.* Дисперсионный анализ. М.: Наука, 1980. 512 с. — *Carson W. P., Barrett G. W.* Succession in old-field plant communities: effects of contrasting types of nutrient enrichment // Ecology. 1988. Vol. 69. N 4. P. 984—994. — *Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Jonh Wiley a. Sons, Ltd., 1979. 222 p. — *Grover J. P.* Dynamics competition in a variable environment: experiment with two diatom species // Ecology. 1988. Vol. 69. N 1. P. 408—417. — *Inoye R. S., Huntly N. J., Tilman D.* et al. Old-field succession on a Minnesota sand plain // Ecology. 1987. Vol. 68. N 1. P. 12—26. — *McGraw J. B., Chapin III F. S.* Competitive ability and adaptation to fertile and infertile soils in two Eriophorum species // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 736—749. — *Pidwirny M. J.* Plant zonation in a brakish tidal marsh: descriptive verification of resource-basedcompetition and community structure // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. N 8. P. 1689—1697. — *Tilman D.* Resource competition between planktonic algae; on experimental and theoretical approach // Ecology. 1977.

Vol. 58. N 2. P. 338—348. — *Tilman D.* Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae // Ecology. 1981. Vol. 62. N 3. P. 802—815. — *Tilman D.* Resource competition and community structure. Princeton: Univ. Press, 1982. 291 p. — *Tilman D.* The resource ratio hypothesis of succession // Amer. Natur. 1985. Vol. 125. N 6. P. 827—852. — *Tilman D.* On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority // Funct. Ecology. 1987. N 1. P. 304—315. — *Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton; New Jersey, USA: Univ. Press, 1988. 360 p. — *Tilman D., Wedin D.* Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient // Ecology. 1991a. Vol. 72. N 2. P. 683—698. — *Tilman D., Wedin D.* Dynamics of nitrogen competition between successional grasses // Ecology. 1991b. Vol. 72. N 3. P. 1038—1049. — *Wilson S. D., Tilman D.* Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability // Ecology. 1991. Vol. 72. N 3. P. 1050—1065.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 VI 1992

SUMMARY

The possibility of applying modified Mono's model for the description of the dynamics of mass of annual plants during vegetation period under the conditions of intraspecific competition for essential resources was investigated. Restrictions of the model application were shown. Density invariance of dividing the space of the resources supply rate into the areas with the provided limitation was experimentally tested. The experiment was carried out with *Lolium multiflorum* Lam. var. *westerwoldicum* Wittm. The plants were cultivated in the glass-house in sand-filled containers. Two levels of monoculture density and five patterns of KH_2PO_4, $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ supply were applied. The theoretical range of ratios of plants masses corresponding to the experimental scheme was obtained. Data on dynamics of plants mass and relative growth rates are submitted. The obtained data were subjected to two-ways analysis of variance. On the basis of Sheffe's comparison technique the feature of the density invariance was confirmed.

УДК 581.522.4 : 581.48

Е. А. Ходачек

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН АРКТИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ (ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)

E. A. KHODACHEK. PATTERNS OF SEED GERMINATION IN ARCTIC PLANTS (THE WESTERN TAIMYR)

Приведены данные о прорастании семян 40 видов (представителей 17 семейств), наиболее распространенных в растительном покрове Западного Таймыра. Определены процент, энергия и длительность прорастания семян в разных температурных и световых (свет, темнота) условиях, оптимальные температуры прорастания. Показано влияние времени созревания, сбора и проращивания (сразу после сбора, через 5—7 мес лабораторного хранения, после перезимовки в поле) на всхожесть семян и особенности их прорастания. Семена проращивались в лабораторных условиях при комнатной температуре (18—20°); семена многих видов подвергались также воздействию холодной стратификации при 0—3, 2—3, 5—6, 10—12 °С.

Толерантность вида в значительной степени определяется особенностями его репродуктивного процесса. Прорастание семян — наиболее ранимый этап этого процесса, от которого зависит судьба вида. Изучение условий прорастания семян имеет большое значение как для исследования способности вида к семенному размножению, так и для определения пределов его толерантности. Чем шире диапазон экологических условий, в которых семена данного вида прорастают и дают высокую всхожесть, тем выше толерантность вида, шире ее пределы, лучше адаптивные возможности вида. Изучение условий прорастания необходимо также для выявления лимитирующих факторов, определяющих экологический минимум вида, для чего особенно важны наблюдения за прорастанием семян у растений, находящихся на пределе своего распространения, например, в экстремальных условиях Крайнего Севера. Изучение прорастания семян имеет также большое значение при решении общебиологических, экологических, геоботанических, фитоценотических задач, среди которых можно выделить проблемы сукцессий и восстановительной экологии (восстановление нарушенных местообитаний, искусственное залужение, создание искусственных пастбищ).

Всхожесть семян арктических растений изучалась рядом ученых (Исаченко, Липская, 1934; Nichols, 1934; Stoeckeler, 1949; Вихирева-Василькова, 1958; Земцева, 1965; Стешенко, 1966; Полозова, 1974; Николаева, Юдин, 1978; Николаева и др., 1983; и др.). Наиболее крупными работами первой половины XX в. являются исследования N. Söyrinki (1938—1939) в приатлантической Арктике и T. Sørensen (1941) в северо-восточной Гренландии. В последнюю четверть века вопросам прорастания семян уделяют много внимания за рубежом (Pelton, 1956; Bliss, 1958, 1971; Mooney, Billings, 1961; Amen, 1965; Elkington, 1971; Eurola, 1972). Данные о прорастании семян отдельных арктических видов получены рядом авторов при изучении банка семян методом прорастания в почвенных образцах (McGrow, 1980; Leck, 1980; Roach, 1983).

Изучение прорастания семян арктических растений проводилось нами на Таймырском биогеоценологическом стационаре, расположенном в окр. пос. Тарея

(среднее течение р. Пясины, в 200 км к северу от г. Норильска) в подзоне типичных тундр, в связи с исследованием семенного размножения растений.

Основные задачи работы — определение процента, энергии и периода прорастания семян при разных температурных и световых условиях,[1] выявление оптимальных температур. Хорошо выполненные семена 40 видов, наиболее распространенных в растительном покрове, проращивались в лабораторных условиях в чашках Петри (50—100 семян) при комнатной температуре (18—20 °С) в трех повторностях. Многие виды подвергались воздействию холодной стратификации при температурах 0—3, 2—3, 5—6, 10—12° в факторостатных камерах Ботанического института РАН. В случае непрорастания применялись различные сочетания температур. Для часто встречающихся видов опыты проводились со свежесобранными семенами, с семенами после сухого лабораторного хранения (через 5—7 мес), а также с семенами, перезимовавшими в поле.[2] Семена остальных видов проращивались в каком-либо одном или двух из перечисленных вариантов.[3]

Термины «прорастание» мы употребляем в понимании Т. Г. Буч (1960), а «энергия прорастания» — вслед за М. К. Фирсовой (1955). Под периодом прорастания мы понимаем время, за которое проросла основная масса семян (более 90%). Энергия прорастания в нашей работе определялась по числу семян, проросших в первые 3 дня от начала прорастания. Изучено 40 видов — представителей 17 семейств.

Проведенные исследования показали, что виды, относящиеся к различным таксонам (родам, семействам), чаще всего имеют свои характерные особенности прорастания.

В группу видов с высокой всхожестью семян (60—100%) вошли представители семейств *Primulaceae* (*Androsace septentrionalis*),[4] *Polemoniaceae* (*Polemonium boreale*), *Apiaceae* (*Pachypleurum alpinum*), *Fabaceae* (виды рода *Oxytropis*), *Rosaceae* (*Dryas punctata, Potentilla stipularis*), *Brassicaceae* (*Erysimum pallasii, Thlaspi cochleariforme*), *Caryophyllaceae* (*Cerastium maximum, Lychnis sibirica* subsp. *villosula*), *Papaveraceae* (*Papaver pulvinatum*), *Asteraceae* (*Arnica iljinii*), *Poaceae* (*Alopecurus alpinus, Poa arctica, Trisetum sibiricum* subsp. *litorale*) и *Salicaceae* (виды рода *Salix: S. pulchra, S. lanata, S. arctica, S. reptans*) (табл. 1—6). Наиболее высокий (близкий к 100%) процент прорастания отмечен у *Androsace septentrionalis, Polemonium boreale, Cerastium maximum, Dryas punctata, Erysimum pallasii, Thlaspi cochleariforme, Papaver pulvinatum* и у видов рода *Oxytropis* (табл. 3—6). У видов *Androsace septentrionalis, Polemonium boreale, Dryas punctata, Arnica iljinii* из этой группы семена имели высокие показатели и сразу после сбора, и после 5—7 мес сухого лабораторного хранения, и после перезимовки в поле (табл. 4—6). У ряда видов, относящихся к этой группе (*Erysimum pallasii, Thlaspi cochleariforme, Cerastium maximum, Lychnis sibirica* subsp. *villosula*), часть свежесобранных семян (30—60%) сразу после сбора впадает в неглубокий покой, из которого выходит постепенно в процессе сухого хранения. Через 5—7 мес семена этих видов почти полностью прорастают (табл. 5).

Семена представителей семейства бобовых, у которых широко распространено явление твердосемянности (Попцов, 1976), имеют высокую (100%) всхожесть сразу после созревания. В дальнейшем некоторые семена становятся твердыми.

---

[1] Проращивали семена двумя методами — на свету (без изменения освещенности) и в темноте в факторостатных камерах (подсчет проросших семян проводили на свету).

[2] Перезимовавшие в поле семена собирались весной тотчас после схода снега и сразу проращивались в лабораторных условиях, как правило, при комнатной температуре (18—20°).

[3] В работе Т. Г. Полозовой (1974), посвященной прорастанию семян растений Тарейского стационара, изучалась способность семян сохранять всхожесть в течение 5 лет.

[4] Названия видов и родов приведены по «Арктической флоре СССР» (1967—1989).

ТАБЛИЦА 1

Прорастание семян представителей семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* в лабораторных условиях (Западный Таймыр)

Виды	Условия прорастания (*t* °С, свет, темнота)	Варианты опыта							
		после лабораторного хранения в течение 7 мес				перезимовавшие в поле семена			
		ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП
Alopecurus alpinus	18—20 С	12	8	65	86	40	37	58	30
Trisetum sibiricum subsp. *litorale*	5—6 Т	20	0	0	0				
	10—12 Т	35	10	25	0				
	18—20 Т	21	20	70	0				
	18—20 С	52	21	20	70				
Koeleria asiatica	18—20 С					90	0	0	0
Poa arctica	18—20 С					16	8	81	60
Carex chordorrhiza	2—3 Т	14	0	0	0				
	10—12 Т	30	0	0	0				
	18—20 Т	30	0	0	0				
	18—20 С	30	0	0	0				
	18—20 С					67	19	6	0
Carex stans	2—3 Т	10	0	0	0				
	10—12 Т	30	0	0	0				
	18—20 Т	30	0	0	0				
	18—20 С	30	0	0	0				
	18—20 Т	360	330	8	0	62	20	10	1
C. ensifolia subsp. *arctisibirica*	2—3 Т	10	0	0	0				
	10—12 Т	20	0	0	0				
	18—20 С	60	0	0	0				
	18—20 Т	20	0	0	0				
	5—6 Т	20	0	0	0				
	2—3 Т	10	0	0	0				
	18—20 Т	30	0	0	0				
Luzula tundricola	18—20 С					30	10	46	0
L. confusa	18—20 С					63	27	27	10
Eriophorum angustifolium	18—20 С	270	120	3	0				

Примечание. Здесь и в табл. 2—6: ДС — длительность стратификации, дни; ДПП — длительность периода прорастания, дни; ПП — процент прорастания (всхожесть), %; ЭП — энергия прорастания, %; С — свет; Т — темнота; квадратной скобкой обозначен опыт с последовательным изменением температур (переменная температура). Цифры в таблицах представляют собой средние показатели из трех повторностей.

По мере сухого лабораторного хранения число твердых семян увеличивается. Из состояния покоя семена изученных нами бобовых (представителей рода *Oxytropis*) выходят в течение года, оставаясь жизнеспособными (табл. 3). Лишь отдельные семена загнивают. В условиях высокой влажности весной в период снеготаяния твердая оболочка семян бобовых размягчается.[5] В связи с этим перезимовавшие в поле семена имеют высокий (около 100%) процент прорастания, особенно у видов рода *Oxytropis*. Интересно, что семена *O. nigrescens* после таяния снега прорастают на 90% в опавших на почву плодах. Прорастание длится всего лишь 2—3 дня (табл. 3).

Известно, что семена многих ив быстро теряют всхожесть (Сытникова, 1950; Крокер, 1950; Буч, 1960). Относительно арктических ив имеются немногочислен-

[5] В литературе твердосемянность бобовых часто связывают с водонепроницаемостью их семенной оболочки (Попцов, 1976; и др.).

ТАБЛИЦА 2

Прорастание семян представителей сем. *Salicaceae* в лабораторных условиях (Западный Таймыр)

Виды	Условия прорастания (*t*, °С, свет, темнота)	Варианты опыта: сразу после сбора				после лабораторного хранения в течение 7 мес				перезимовавшие в поле семена			
		ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП
Salix arctica	18—20 С	17	11	20	9	10	7	66	54	17	11	50	9
	10—12 Т					20	0	0	0				
	2—3 Т					10	0	0	0				
	18—20 С					16	0	0	0				
	10—12 Т					20	0	0	0				
	2—3 Т					10	0	0	0				
	18—20 С					17	0	0	0				
	5—6 Т					20	0	0	0				
	2—3 Т					10	14	40	0				
	5—6 Т					30	0	0	0				
	5—6 Т					30	0	0	0				
	2—3 Т					30	0	0	0				
	10—12 Т					30	0	0	0				
	0—3 Т					10	0	0	0				
	2—3 Т					10	46	18	0				
	18—20 С					31	0	0	0				
	0—3 Т					10	0	0	0				
	2—3 Т					10	44	14	0				
S. reptans	18—20 С	4	2	20	20	31	27—28	52—60*	33—43	30	8	50	40
	5—6 Т					10	0	0	0				
	2—3 Т					10	11	40	0				
	18—20 С					31	0	0	0				
	10—12 Т					46	16	10	0				
	5—6 Т					42	0	0	0				
S. pulchra	18—20 С	9	9	95	78	320	0	0	0				
	18—20 Т	4	4	95	95	20	0	0	0				
	2—3 Т					10	0	0	0				
	18—20 Т					20	0	0	0				
	5—6 Т					50	0	0	0				
S. lanata	18—20 С	5	4	90	85								
	5—6 Т					30	0	0	0				

Примечание. * — в зависимости от сообщества.

ные высказывания о том, что их семена способны сохранять всхожесть в течение нескольких месяцев (Kinzel, 1913; Исаченко, Липская, 1934; Тихомиров, 1963).

Наши опыты с 5 видами [6] рода *Salix* (*S. pulchra, S. lanata, S. polaris, S. arctica, S. reptans*) показали, что прорастание семян арктических ив зависит от времени их созревания (табл. 2). Виды с ранним созреванием семян (*S. pulchra* и *S. lanata*) [7] сразу после сбора имеют высокие процент и энергию прорастания (90—95%). Через 7 мес сухого лабораторного хранения семена этих видов полностью теряют жизнеспособность. У поздноцветущих видов ив (*S. reptans* и

[6] Опыты с семенами *Salix polaris* будут продолжены, поэтому данные по этому виду в таблице отсутствуют.

[7] У раноцветущих видов ив (*Salix pulchra* и *S. lanata*) семена созревают в первой декаде августа, у поздноцветущих (*S. reptans* и *S. arctica*) — в конце августа—начале сентября.

ТАБЛИЦА 3

Прорастание семян представителей сем. *Fabaceae* в лабораторных условиях (Западный Таймыр)

Виды	Условия прорастания (*t*, °С, свет, темнота)	Варианты опыта														
		сразу после сбора					после лабораторного хранения в течение 7 мес					перезимовавшие в поле семена				
		ДС	ДПП	ПП	ЭП	ТС	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ТС	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ТС
Oxytropis adamsiana	18—20 С	30	30	96	79	4	31	28	22	2	75	30	8	75	0	3
	10—12 Т						42	42	2	0	92					
	5—6 Т						42	35	14	0	86					
	0—3 Т						38	28	32	0	63					
O. nigrescens	18—20 С	8	6	98	50	0	360	360	98	0	0	85	3	87	87	10
	10—12 Т						42	32	10	0	50					
	5—6 Т						38	28	17	0	83					
O. middendorffii	18—20 С	5	4	97	85	0	360	360	95	20	0	30	20	56	45	0
	10—12 С						42	32	32	12	60					
	5—6 С						42	32	20	12	80					
Hedysarum hedysaroides subsp. *arcticum*	18—20 С						60	0	0	0	100	60	55	25	10	0

Примечание. ТС — твердосемянность, %.

ТАБЛИЦА 4

Прорастание семян представителей сем. *Rosaceae* в лабораторных условиях (Западный Таймыр)

Виды	Условия прорастания (*t*, °С, свет темнота)	Сообщества	Варианты опыта											
			сразу после сбора				после лабораторного хранения в течение 7 мес				перезимовавшие в поле семена			
			ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП
Potentilla stipularis	18—20 С	Разнотравная группировка, южный склон					9	7	94	63	30	20	20	0
Dryas punctata	18—20 С	Пятнистая тундра	10	10	75	68	7	5	76	62	54	48	56	9
	18—20 С	То же									54	46	59	26
	18—20 С	Мелкобугорковая тундра					7	7	92	88				
	18—20 С	Болотно-тундровый полигональный комплекс					24	24	60	55				
	18—20 С	Полигональное болото (валик)					14	14	85	68				
	18—20 С	Разнотравная группировка, южный склон					15	9	80	0				
	18—20 Т	То же					3	2	91	91				

ТАБЛИЦА 5

Прорастание семян представителей семейств *Caryophyllaceae* и *Brassicaceae* в лабораторных условиях (Западный Таймыр)

Виды	Условия прорастания (*t*, °С, свет, темнота)	Варианты опыта											
		сразу после сбора				после лабораторного хранения в течение 7 мес				перезимовавшие в поле семена			
		ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП
Cerastium maximum	18—20 С	15	10	40	15	15	13	99	86	20	15	90	62
	10—12 Т					42	32	61	44				
	5—6 Т					42	32	70	30				
	0—3 Т					16	14	100	60				
Minuartia arctica	18—20 С									85	76	41	8
Lychnis sibirica subsp. *villosula*	18—20 С					10	6	90	0	30	20	50	15
Erysimum pallasii	18—20 С	10	10	70	40	7	5	99	85				
Draba macrocarpa	18—20 С					360	180	3	0				
Parrya nudicaulis	18—20 С					360	120	4	0	360	25	17	0
Thlaspi cochleariforme	18—20 С	15	12	70	30	150	150	97	46				

ТАБЛИЦА 6

Прорастание семян представителей различных семейств в лабораторных условиях (Западный Таймыр)

Виды	Условия прорастания (*t*, °С, свет, темнота)	Варианты опыта											
		сразу после сбора				после лабораторного хранения в течение 7 мес				перезимовавшие в поле семена			
		ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП
Liliaceae													
Lloydia serotina	18—20 С									70	60	65	20
Ranunculaceae													
Ranunculus borealis	18—20 С	15	3	5	5	30	0	0	0				
	10—12 Т					20	0	0	0				
	2—3 Т					16	11	3	0				
	18—20 Т					30	0	0	0				
Papaveraceae													
Papaver pulvi: atum	18—20 С	14	10	95	70	52	50	87	46	46	37	42	8
Apiaceae													
Pachypleurum alpinum	—1—(—3) Т					30	30	97	0				
	18—20 Т					300	0	0	0				
	18—20 С					20	12	1	0				
Primulaceae													
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica*	18—20 С									75	67	10	3
A. septentrionalis	18—20 С	14	11	100	70	6	4	98	45	16	11	100	15

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Виды	Условия прорастания (t, °С, свет, темнота)	Варианты опыта											
		сразу после сбора				после лабораторного хранения в течение 7 мес				перезимовавшие в поле семена			
		ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП	ДС	ДПП	ПП	ЭП
Polemoniaceae													
Polemonium boreale	18—20 С	7	5	100	80	330	270	90	5	70	65	65	11
	18—20 Т					60	59	79	30				
	10—12 Т					42	42	20	0				
	5—6 Т					21	0	0	0				
	2—3 Т					14	11	100	0				
Boraginaceae													
Myosotis asiatica	18—20 С	21	12	11	2	120	120	95	3	85	30	58	11
Scrophulariaceae													
Pedicularis verticillata	18—20 С					330	1	1	0	67	0	0	0
P. sudetica	18—20 С					360	360	32	24				
P. hirsuta	18—20 С					360	0	0	0				
P. dasyantha	18—20 С					360	0	0	0				
Asteraceae													
Arnica iljinii	18—20	7	3	75	75	13	9	74	0				
	10—12					46	46	22	0				

S. arctica) свежесобранные семена прорастают только на 20—30%. При сухом лабораторном хранении в течение 7 мес значительная часть семян (около 70%) выходит из состояния покоя. Перезимовавшие в поле семена этих видов жизнеспособны на 50%. Они прорастают в течение 8—11 дней. Следовательно, половина семян позднособревающих видов арктических ив сохраняет всхожесть по крайней мере в течение года. Низкие температуры оказывают положительное влияние на семена этих видов, т. е. стимулируют их прорастание.

Время созревания сказывается и на прорастании арктических злаков (*Alopecurus alpinus, Trisetum sibiricum* subsp. *litorale, Poa arctica*), созревающих поздно осенью (табл. 1). Свежесобранные семена этих видов не прорастают. Сразу после созревания они впадают в состояние неглубокого покоя. Через 5—7 мес сухого хранения 60—70% семян выходит из состояния покоя, остальные в процессе хранения теряют жизнеспособность. Отрицательные температуры зимнего периода благоприятно сказываются на прорастании семян изученных видов злаков: перезимовавшие в поле их семена имеют достаточно высокую всхожесть (60—80%). Исключение составляет *Koeleria asiatica*, у которого перезимовавшие в поле семена не проросли.

К группе с удовлетворительной всхожестью (35—65%) относятся представители семейств *Juncaceae* (*Luzula confusa, L. nivalis*), *Liliaceae* (*Lloydia serotina*) и *Caryophyllaceae* (*Minuartia arctica*). Их семена сохраняют жизнеспособность в течение года, о чем свидетельствует успешное прорастание семян, перезимовавших в поле (табл. 1, 5, 6).[8]

К группе с низкой всхожестью (10—30%) относятся виды *Pedicularis sudetica, Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica, Parrya nudicaulis, Draba macrocarpa* (табл. 5, 6).

Совсем не прорастали или имели очень низкий процент прорастания (не более 10%) семена у представителей родов *Carex, Ranunculus* и у большей части видов рода *Pedicularis* (*P. verticillata, P. dasyantha, P. hirsuta*). Семена осоковых в Арктике, по литературным данным, считаются либо невсхожими, либо с низким процентом прорастания (Söyrinki, 1938—1939; Sørensen, 1941; Bliss, 1958; Тихомиров, 1963; Полозова, 1974).[9] У изученных нами представителей этого семейства (*Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica, C. chordorrhiza, C. stans, Eriophorum angustifolium*) после 5—7 мес хранения в лаборатории проросли на 3—8% семена только 2 видов (*Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*). Семена, перезимовавшие в поле, были всхожими на 10% лишь у *Carex stans*. Представители сем. *Ranunculaceae* имеют, как правило, недоразвитый зародыш (Martin, 1946; Грушвицкий, 1961; Иванова, 1966, 1971; Рысина, 1967; и др.). Арктические лютики, вероятно, не составляют исключения, что подтверждается нашими данными в опытах с семенами *Ranunculus borealis*. Свежесобранные семена этого вида проросли лишь на 5%, а через 7 мес сухого лабораторного хранения они совсем не проросли в течение года в тех же самых условиях (18—20°). Низкие температуры (10—12, 2—3°) не оказали заметного влияния на прорастание. Перенесенные после холодной стратификации в комнатную температуру семена *R. borealis* проросли лишь на 3% (табл. 6).[10]

Из 4 видов мытника (*Pedicularis verticillata, P. sudetica, P. hirsuta, P. dasyantha*) только у *P. sudetica* часть семян (30%) проросла через 5 мес лабораторного хранения (табл. 6). Прорастание носило очень растянутый характер (в течение

---

[8] Для перечисленных видов опыты проводились только с перезимовавшими в поле семенами.

[9] В литературе есть и другие сведения относительно арктических осок. В опытах А. П. Стешенко (1966) семена видов *Carex tripartita* и *C. redowskiana* после хранения в лаборатории в течение 7 мес имели всхожесть 100% при комнатной температуре.

[10] Достаточно высокая всхожесть (20—80%) семян лютиковых в опытах Полозовой (1974), видимо, связана с температурными условиями конкретного полевого сезона, которые в период созревания семян, вероятно, оказались оптимальными для доразвития зародыша.

года). Семена остальных видов не проросли. Отрицательные температуры не оказали влияния на прорастание. Однако с применением метода окрашивания зародыша трифенил-тетразолием хлористым (ТТХ) было установлено, что семена этих видов жизнеспособны.[11]

Среди изученных видов семена одних прорастают при широком диапазоне температур (*Dryas punctata, Polemonium boreale, Cerastium maximum, Arnica iljinii, Salix reptans, S. arctica, Trisetum sibiricum* subsp. *litorale*, виды рода *Oxytropis* и др.), семена других — при узком диапазоне температур (*Pachypleurum alpinum, Carex stans, Ranunculus borealis, Carex chordorrhiza*) (табл. 1—6). У *Dryas punctata* (табл. 4) процент прорастания колеблется от 2—10 при 10—12° почти до 100% при определенном сочетании температур (при 10—12 — 21 день, 2—3 — 16 дней, 18—20° — 2 дня). В условиях холодной стратификации при 5—6° и в сочетании с 2—3° (5—6 — 16, 2—3 — 14, 5—6° — 11 дней) семена проросли на 20%. При более низких температурах (2—3 и 0—3°) семена остались непроросшими. У *Polemonium boreale* (табл. 6) высокий процент прорастания (80—90%) наблюдался как при комнатной температуре, так и при разных сочетаниях температур. 100%-е прорастание наблюдалось у семян этого вида при сочетаниях низких температур (5—6 — 21 день, 2—3° — 14 дней) и при комнатной температуре после 3-недельной холодной стратификации при 5—6°. В последнем случае семена этого вида проросли за 7 дней. Семена *Cerastium maximum* (табл. 5) имеют наибольшую всхожесть (до 100%) при комнатной температуре и при 0—3°. В других температурных условиях (10—12, 5—6°) процент прорастания семян этого вида несколько ниже (60—70%). Всхожесть семян *Arnica iljinii* (табл. 6) колеблется от 20 в условиях холодной стратификации до 70—75% при 18—20°. Арктические ивы (табл. 2) имеют наибольшие показатели прорастания при комнатной температуре (*Salix pulchra* и *S. lanata* — до 90—95%, *S. arctica, S. reptans* — 50—70%). При более низких температурах процент прорастания семян этих видов не превышает 10—40. У некоторых арктических злаков (*Trisetum sibiricum* subsp. *litorale*) (табл. 1) семена при комнатной температуре прорастают на 60—70%, а в условиях холодной стратификации (10—12°) — лишь на 25%. Бобовые (виды рода *Oxytropis*) (табл. 3) также лучше всего (около 100%) прорастают при 18—20°. В условиях более низких температур (0—3, 2—3, 5—6, 10—12°) всхожесть их семян составляет 10—30%.

Таким образом, оптимальной для прорастания большинства изученных видов является температура 18—20°. Отдельные растения (*Dryas punctata, Polemonium boreale, Trisetum sibiricum* subsp. *litorale, Pachypleurum alpinum*) лучше прорастают при определенных сочетаниях температур (табл. 1, 3, 6).

В некоторых случаях (*Cerastium maximum*) высокие показатели прорастания получены в условиях и теплой, и холодной стратификации. Промораживание (отрицательные температуры в зимнее время) оказывает благоприятное воздействие на прорастание семян большинства видов (*Poa arctica, Luzula confusa, L. tundricola, Cerastium maximum, Parrya nudicaulis, Pachypleurum alpinum, Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*) и видов рода *Oxytropis* (табл. 1—6). Под его влиянием увеличиваются всхожесть и энергия прорастания, период прорастания сокращается. На прорастание семян некоторых растений отрицательные температуры не оказывают стимулирующего влияния (*Myosotis asiatica, Salix reptans, S. arctica, Dryas punctata, Polemonium boreale*). Всхожесть их семян либо остается прежней, либо снижается (табл. 2, 4, 6). У ряда видов (*Potentilla stipularis, Papaver pulvinatum, Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*) перезимовавшие в поле семена прорастают значительно хуже, чем сразу после сбора и после сухого лабораторного хранения (5—7 мес) (табл. 4, 6). Чем вызвано снижение всхожести,

[11] В литературе большинство авторов относят этот вид к группе растений с невсхожими семенами (Bliss, 1958; Вихирева-Василькова, 1958; Тихомиров, 1963; Полозова, 1974).

неблагоприятным ли влиянием отрицательных температур или утратой семенами жизнеспособности в течение года, сказать трудно.

Период прорастания у изученных видов колеблется от 3 дней у перезимовавших семян *Oxytropis nigrescens* и свежесобранных семян у *Arnica iljinii* до 1 года у *Pachypleurum alpinum* и у всех бобовых, проращиваемых после 5—7 мес лабораторного хранения (табл. 3, 6). Наименьший период прорастания имеют чаще всего свежесобранные семена и семена, перезимовавшие в поле. У них же, как правило, и наибольшая энергия прорастания (табл. 1—6). Сухое хранение оказывает благоприятное воздействие на прорастание семян некоторых растений (*Myosotis asiatica, Erysimum pallasii, Thlaspi cochleariforme, Cerastium maximum, Salix arctica, S. reptans*): оно выводит семена из состояния покоя. Положительного влияния света на прорастание отмечено не было. В некоторых случаях растения в темноте имели всхожесть выше, чем на свету, и прорастали более дружно (табл. 1—6).

Фитоценотические условия заметно сказываются на качестве семян. Семена *Dryas punctata* из разных сообществ при проращивании в одинаковых условиях имели различия во всхожести до 30%. Наилучшие результаты получены у семян, собранных в самых благоприятных условиях — на южном склоне коренного берега (табл. 4).

Разница в прорастании семян у растений различного географического происхождения выражена нечетко. Бореальные виды, которые в районе исследования либо не плодоносят, либо имеют невызревающие семена, в нашем эксперименте отсутствуют. Среди арктоальпийских, арктических и гипоарктических видов встречаются растения с совершенно различным ходом прорастания семян. Более заметна зависимость прорастания от принадлежности вида к той или иной систематической группе. Например, свежесобранные семена большинства изученных нами бобовых имеют 100%-ю всхожесть и очень дружно прорастают. По мере хранения часть семян впадает в состояние покоя, прорастание приобретает растянутый характер. Образование твердых семян — отличительный признак сем. *Fabaceae*. Для семейств *Ranunculaceae* и *Cyperaceae* характерно наличие семян с недоразвитым или мелким зародышем, которые не прорастают в обычных условиях. Однако в пределах одного семейства могут встречаться виды с совершенно различным ходом прорастания. В сем. *Salicaceae* особенности прорастания связаны с временем созревания семян. Ход прорастания семян у видов с ранним созреванием и у видов с поздним созреванием семян совершенно различен.

Таким образом, проведенные опыты показали, что семена многих арктических растений сохраняют жизнеспособность в широком диапазоне условий, имеют различные механизмы для ее сохранения (твердосемянность, покой, поздние сроки созревания), что свидетельствует о высокой их толерантности и способности давать нормальные всходы. Последняя вместе с высокими показателями семенной продуктивности (Ходачек, 1978) и значительным запасом семян в почве (Ходачек, 1985) создают благоприятные условия для успешного семенного размножения этих растений в Арктике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1967—1988. Т. 1—10. — *Буч Т. Г.* Вопросы хранения семян ив и тополя // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1960. Т. 7. С. 219—230. — *Вихирева-Василькова В. В.* О прорастании семян некоторых арктических растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 7. С. 1024—1029. — *Грушвицкий И. В.* Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 46 с. (Комаровские чтения, 14). — *Земцева Н. М.* О прорастании семян арктических растений // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1965. Вып. 59. С. 67—71. — *Иванова И. А.* О внутреннем строении семян лютиковых // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1966. Вып. 61. С. 72—79. — *Иванова И. А.* О

некоторых вопросах биологии семян лютиковых // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1971. Вып. 79. С. 87—92. — *Исаченко Б. Л., Липская Т. В.* Заметки по вопросу о прорастании семян арктических растений // Арктика. 1934. № 2. С. 101—111. — *Крокер В.* Рост растений. М.: ИЛ, 1950. 200 с. — *Николаева М. Г., Юдин В. Г.* Биология прорастания семян, сформировавшихся в условиях Заполярья // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1978. Вып. 110. С. 80—82. — *Николаева М. Г., Алексеева Х. А., Далецкая Т. В., Поздова Т. М., Полякова Е. Н., Разумова И. В., Скрябин С. З.* Условия прорастания семян растений Крайнего Севера // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1983. Вып. 128. С. 90—93. — *Полозова Т. Г.* Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 588—592. — *Попцов А. В.* Биология твердосемянности. М.: Наука, 1976. 157 с. — *Рысина Г. П.* К биологии прорастания семян и развития всходов некоторых лесных травянистых растений // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1967. Вып. 64. С. 48—55. — *Ситникова О. А.* О причинах потери всхожести семян тополя и ивы // ДАН СССР. 1950. Нов. сер. Т. 70. № 4. С. 719—722. — *Стешенко А. П.* О всхожести семян растений Полярного Урала // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 221—233. — *Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 153 с. — *Фирсова М. К.* Методы исследования и оценки качества семян. М.: Сельхозгиз, 1955. 376 с. — *Ходачек Е. А.* Семенная продуктивность растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 166—198. — *Ходачек Е. А.* Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 896—908. — *Amen R. D.* Seed dormancy in the alpine rush *Luzula spicata* L. // Ecology. 1965. Vol. 46. N 3. P. 361—364. — *Bliss L. C.* Seed dermination in arctic and alpine species // Arctic. 1958. Vol. 11. N 3. P. 180—188. — *Bliss L. C.* Arctic and alpine life cycles // Ann. Rev. Ecol. System. 1971. Vol. 2. P. 405—438. — *Elkington T. Dryas octopetala* L. // Ecology. 1971. Vol. 59. P. 887—905. — *Eurola S.* Germination of seed collected in Spitsbergen // Ann. Bot. Fenn. 1972. N 9. P. 149—159. — *Kinzel W.* Frost und Licht beeinflussende Kratte bei der Samenkeimung mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung (Nachreite Keimedauer etc.). Stuttgart: von Wilhelm Rinzel, 1913. 170 S. — *Leck M. A.* Germination in Barrow, Alaska, tundra soil cores // Arctic and Alpine Res. 1980. Vol. 12. N 3. P. 343—349. — *Martin A. C.* The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Naturalist. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—660. — *McGrow I. B.* Seed bank size and distribution of seeds in cottongrass tussock tundra, Eagle Creek, Alaska // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 15. P. 1606—1611. — *Mooney H. A., Billings N. D.* Comparative physiological ecology of Arctic and alpine populations of *Oxyria digyna* // Ecolog. Monogr. 1961. Vol. 31. N 1. P. 1—20. — *Nichols A. E.* The influence of exposure to winter temperatures upon seed germination in various native american plant // Ecology. 1934. Vol. 15. P. 364—379. — *Pelton I.* A study of seed dormancy // Bulter Univ. Bot. study. 1956. Vol. 34. P. 1—13. — *Roach D. A.* Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats, northern Alaska // Oecologia. 1983. Vol. 60. P. 359—364. — *Sørensen T.* Temperature relation and phenology of the northeast Greenland flowering // Medd. Grønland. 1941. Vol. 125. N 9. P. 1—305. — *Söyrinki N.* Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinum Vegetation. Petsamo-Laplands // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1938—1939. Vol. 14. N 1. P. 1—405. — *Stoeckeler E. C.* Identification and evaluation of Alaska vegetation from airphotos with reference to soil moisture and permafrost conditions. London, 1949. 103 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 III 1991

SUMMARY

Seed germination of arctic plants from the tundras typical of the Western Taimyr was studied. It is shown that seeds of many species are able to keep viability in a wide range of experimental conditions. The optimal temperatures for germination are 18—20 °C. Cool stratification, negative temperatures and dry storage have positive effect on germination. Dry storage results in breaking seed dormancy in many species. The positive effect of light was not found. The quality of seeds is considerably influenced by the type of community they derived from. The pattern of germination in a particular species depends largely on its taxonomical position.

УДК 581.553 : 551.45 (477.8)

В. И. Мельник

ЭКСТРАЗОНАЛЬНАЯ СТЕПНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОЛЫНСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ И ЕЕ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ С ЛУГОВЫМИ СТЕПЯМИ ЗАПАДНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

V. I. MELNIK. THE EXTRAZONAL STEPPE VEGETATION OF THE VOLYNSK UPLAND AND ITS BOTANICAL AND GEOGRAPHICAL CONNECTIONS WITH THE MEADOW STEPPES OF WESTERN AND EASTERN EUROPE

Экстразональные степи Волынской возвышенности рассмотрены в ботанико-географическом аспекте в сравнении с аналогичными сообществами других регионов Европы. Наибольшее сходство во флористическом и фитоценотическом отношениях волынские степи имеют с подольскими степями, с которыми они связаны общностью происхождения. От прилежащих степей Люблинской возвышенности в Польше они отличаются наличием ряда редких видов. Во флоре волыно-подольских, среднеевропейских и среднерусских степей имеется ряд общих реликтовых видов, что свидетельствует о реликтовой природе европейских северных луговых степей.

Наиболее северные на Украине участки степной растительности на Волынской возвышенности — уникальные в ботанико-географическом отношении экстразональные сообщества. В современной фитоценотической и ботанико-географической литературе (Гринь, 1973; Білик, 1973; Шеляг-Сосонко, 1977; Лавренко, 1980б; Осычнюк, 1982; и др.) они охарактеризованы неполно. При этом некоторые теоретические вопросы из-за недостаточного количества фактического материала трактуются неверно. Отсутствие данных о современном состоянии степной растительности является препятствием в деле организации ее охраны.

В 1983—1990 гг. нами проведено ботанико-географическое изучение степной растительности Волынской возвышенности и прилежащих регионов Украины (Подольской и Приднепровской возвышенностей), а также Польши (Люблинской и Краковско-Велюнской возвышенностей). Поскольку степи Волынской возвышенности лежат в полосе контакта экстразональных степей Западной Европы и северных луговых степей Восточной Европы, интересно не только описать степные сообщества данной возвышенности, но и выяснить их ботанико-географические связи с аналогичными сообществами других регионов Европы.

Согласно физико-географическому районированию Украины (Геренчук, 1968), Волынская возвышенность занимает южную часть Волынской и Ровенской областей и небольшую территорию на севере Львовской обл. Она представляет собой островок лесостепи, окруженный с севера, юга и востока полесскими ландшафтами. На западе долина р. Буг отделяет Волынскую возвышенность от Люблинской возвышенности в Польше.

Геологическую основу Волынской возвышенности составляют меловые породы. Они здесь приподняты (до 30 м) по сравнению с соседними регионами и залегают вблизи поверхности или выходят на поверхность. Меловые породы повсюду перекрыты лёссовидными суглинками легкого механического состава. Волынская возвышенность отличается наиболее влажным в лесостепи климатом (коэффициент увлажнения, по В. П. Попову, 2.6—2.8) и по увлажнению приближается к Полесью. Годовая сумма осадков 600—620 мм, средняя температура

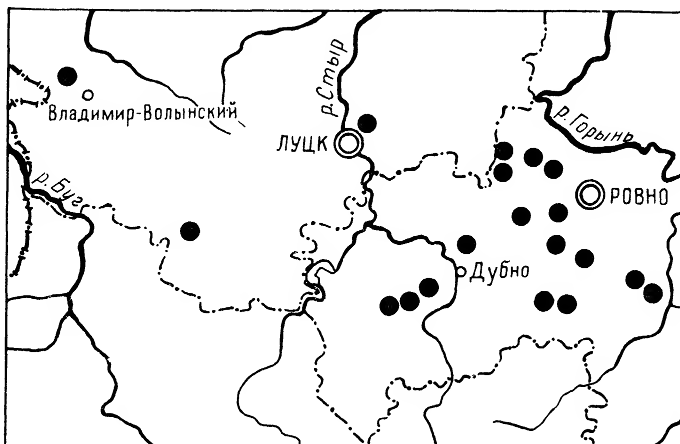
воздуха в январе —4.8—5.0, в июле — +17.8—18.0 °С. В поперечном покрове преобладают серые лесные оподзоленные почвы, встречаются типичные и оподзоленные черноземы.

Волынская возвышенность является областью высокой сельскохозяйственной освоенности. По данным К. И. Геренчука (1968), пашнями здесь занято 75% территории, естественной растительностью — 19%, при этом леса занимают 9, луга — около 3, болота — 1.5%. Небольшие участки степной растительности приурочены к сухим и хорошо прогреваемым склонам южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций, где на дневную поверхность выходят меловые породы и лёссовидные суглинки. Согласно геоботаническому районированию Украины (Шеляг-Сосонко, 1977), Волынская возвышенность располагается в Луцко-Ровенском лёссовом геоботаническом округе дубово-грабовых и дубовых лесов, который относится к Полесской провинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственной области.

Таким образом, в отличие от зональных украинских степей экстразональные степи Волынской возвышенности представляют собой небольшие островки среди ландшафтов.

Первые сведения о произрастании степных видов *Adonis vernalis, Linum flavum, Cerasus fruticosa* и др. на меловых склонах Волынской возвышенности вблизи городов Ровно, Здолбунов и с. Пырятын вблизи г. Дубно приведены во флористических работах А. С. Роговича (1869) и J. Paczoski (1891, 1896, 1899). Степная растительность Вишневой горы вблизи г. Ровно детально описана J. Panek (1930, 1931, 1933), Я. П. Дідухом (1974). Растительность урочища Ульяны вблизи г. Луцка с участием степных видов *Adonis vernalis*, *Aster amellus*, *Linum flavum* и др. охарактеризована S. Macko (1937). В обобщающей работе Panek (1939) собраны сведения обо всех известных в то время участках степной растительности в регионе. Эти данные дополнены краткими сведениями Б. В. Заверухи (1960) о степной растительности восточной части Волынской возвышенности.

На основании литературных данных и результатов собственных исследований составлена картосхема распространения степных сообществ на Волынской возвышенности (см. рисунок). Степные сообщества встречаются в пределах Владимир-Волынского, Гороховского и Луцкого районов Волынской обл., Дубновского, Здолбуновского, Острожского и Ровенского районов Ровенской обл. Степные сообщества региона представлены преимущественно небольшими,



Распространение степных сообществ на Волынской возвышенности.
Черные точки — локалитеты степной растительности.

флористически крайне обедненными фрагментами первичных степных сообществ либо вторичными сообществами, образовавшимися на склонах на месте сведенных лесов и кустарников (Panek, 1939; Заверуха, 1960). Лучше всего степная растительность в регионе сохранилась на останцовых горах Вишневой, Лысой и Квитучей.

Поскольку растительность Вишневой горы довольно детально охарактеризована в упомянутых выше работах Panek и Дідуха, здесь отметим только, что она представлена лугово-степными сообществами, относящимися к формациям Cariceta humile, Stipeta capillatae, Festuceta valesiacae, и сообществами Thymus marschallianus, Inula ensifolia.

Растительность Лысой и Квитучей гор в отличие от растительности Вишневой горы ранее не обследовалась и в ботанической литературе не описана.

Лысая гора расположена северо-западнее с. Мильча Дубновского р-на Ровенской обл. и занимает площадь около 4 га. Она представляет собой эрозионный останец около 20 м выс. Гора сложена меловыми породами, обнажающимися на вершине. У основания горы мел перекрыт лёссовидными суглинками, мощность которых уменьшается от 1.5 до 0.1 м по мере увеличения абсолютной высоты горы. Почвы дерново-карбонатные (рендзины). Растительность, покрывающая склоны юго-восточной, южной и юго-западной экспозиций, — это злаково-разнотравная луговая степь, представленная сообществами формаций осоки низкой (Cariceta humile) и типчака (Festuceta valesiacae).

Типчаковые степи приурочены к вершине горы. Мощность гумусового горизонта 5—20 см, в некоторых местах он полностью смыт. Травостой трехъярусный. Его проективное покрытие 60—90%. Разреженный первый ярус образован единичными растениями *Salvia verticillata, Stachys germanica.* Основу второго яруса составляет *Festuca valesiaca* (проективное покрытие 50%). Отмечены также *Koeleria cristata* (10), *Medicago falcata* (10%), *Adonis vernalis, Asperula cynanchica, Allium montanum, A. sphaerocephalum, Anemone sylvestris, Bupleurum falcatum, Campanula bononiensis, C. sibirica, Centaurea rhenana, Galium verum, Euphorbia cyparisias, Linum flavum, Trinia kitaibeliana* и другие виды, проективное покрытие которых менее 1%. Третий ярус образован *Carex humilis* (10—20), *Potentilla arenaria* (10—20), *Teucrium montanum* (5%), *Daphne cneorum, Thymus ovatus.*

Выделяются ассоциации: Festuca valesiaca + Koeleria cristata; Festuca valesiaca + Potentilla arenaria; Festuca valesiaca + Carex humilis.

Сообщества формации Cariceta humile приурочены к пологим склонам с хорошо развитым гумусовым горизонтом. Травостой двух-трехъярусный, проективное покрытие 50—95%. Первый ярус слабовыражен, в нем отмечены *Salvia pratensis, S. verticillata, Thalictrum minus.* Второй ярус сформирован *Festuca valesiaca* (5—15%), *Adonis vernalis, Anthericum ramosum, Astragalus onobrychis, Bupleurum falcatum, Centaurea rhenana, Euphorbia cyparisias, Inula ensifolia, Lembotropis nigricans, Linum flavum, Medicago falcata, Prunella grandiflora, Ranunculus zapalowiczii, Stachys recta, Veronica spicata* и некоторыми другими видами. Третий ярус образован *Carex humilis* (15—50), *Potentilla arenaria* (5—10%), *Daphne cneorum, Teucrium montanum, Thymus ovatus.*

Выделяются ассоциации: Carex humilis + Festuca valesiaca; Carex humilis + + Teucrium chamaedrys.

Квитучая гора расположена в 10 км к западу от Лысой горы, юго-востоку от с. Мильча Дубновского р-на Ровенской обл. и представляет собой систему эрозионных останцов на площади около 40 га. Степная растительность приурочена к пологим склонам юго-западной экспозиции. Квитучая гора также сложена меловыми породами, повсеместно перекрытыми лёссовидными суглинками мощностью 1.0—1.5 м. Злаково-разнотравные степи Квитучей горы представлены теми же формациями, что и степи Лысой горы.

Сообщества формации Festuceta valesiacae занимают вершину горы и верхнюю часть склонов. Травостой трехъярусный. Его проективное покрытие 60—90%. Первый разреженный ярус составляют *Eryngium planum, Salvia pratensis, Sambucus ebulus*. Второй ярус образован в основном *Festuca valesiaca* (30—60) с участием *Koeleria cristata* (5—10%), *Adonis vernalis, Bupleurum falcatum, Campanula bononiensis, C. sibirica, Gypsophila fastigiata, Hypericum perforatum, Euphorbia cyparisias, Medicago falcata, M. lupulina, Phleum phleoides, Primula veris, Vincetoxicum hirundinaria* и другими видами. Третий ярус образован *Carex humilis* (10—15%), *Potentilla arenaria*, единичными особями *Cerinthe minor, Daphne cneorum, Thymus ovatus, Teucrium montanum*.

Выделяются ассоциации: Festuca valesiaca + Koeleria cristata; Festuca valesiaca + + Potentilla arenaria; Festuca valesiaca + Carex humilis.

Сообщества формации Cariceta humile произрастают на пологих склонах у основания горы. Травостой двухъярусный. Его проективное покрытие 60—90%. Первый ярус образован в основном *Festuca valesiaca* (10—15), *Koeleria cristata* (5—10%) с участием *Anemone sylvestris, Campanula bononiensis, C. sibirica, Origanum vulgare, Centaurea rhenana, Galium verum, Euphorbia cyparisias* и других видов. Второй ярус образован *Carex humilis* (10—15), *Potentilla arenaria* (5—10%), *Teucrium montanum, Daphne cneorum, Thymus ovatus*.

К меловым обнажениям юго-западной экспозиции Квитучей горы приурочены группировки *Teucrium montanum* (50—60%) с участием *Campanula bononiensis, C. sibirica, Hypericum perforatum, Teucrium chamaedrys*.

Несмотря на то что узкая полоска Малого Полесья отграничивает Волынскую возвышенность от Подольской, экстразональные степи обеих возвышенностей представляют собой по существу единое целое. По сравнению с волынскими степями подольские степи занимают значительно бóльшую площадь. На западе Подолии на них приходится около 20 тыс. га (от 1 до 4% территории), в Приднестровье в пределах Центральной Подолии они занимают около 5% территории, в Прибужье — 1% (Куковица, 1984; Орлов, 1984). Подольские степи отличаются большим фитоценотическим разнообразием, однако в них преобладают те же формации, которые доминируют в волынских степях: Cariceta humile, Festuceta valesiacae, Stipeta capillatae (Куковица, 1984; Орлов, 1984). В составе флоры волынских степей нет ни одного вида, который бы не встречался в степях Подолии. Особый интерес представляют редкие для Волыно-Подолии виды: *Ranunculus zapalowiczii, Teucrium montanum, Euphorbia volhynica, Daphne cneorum, Carlina onopordifolia, Carex humilis*. Интересно отметить, что указанные виды, за исключением последнего, отсутствуют во флоре Центральной Подолии. Рассмотрим более детально особенности распространения видов, отмеченных в регионе.

Ranunculus zapalowiczii. По данным Заверухи (1985), известно только три местонахождения этого вида на Подолии. Изучение гербарных образцов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и Главного ботанического сада РАН, позволило установить более широкое распространение вида на Подолии: окр. сел Словечи и Червоно (Лысая гора), с. Гамиры Золочевского р-на Львовской обл., степной участок Масьок в окр. с. Чертовец Городокского р-на, на Лысой горе, между селами Герасимов и Жабокруты Тлумачанского р-на Ивано-Франковской обл. Этот вид произрастает только на Лысой горе Волынской возвышенности у с. Мильча и является эндемиком Волыно-Подолии. Он близок к западноевропейскому *R. oreophilus* Bieb.

Teucrium montanum. По данным Дідуха (1972), на Волыно-Подолии известно только четыре местонахождения вида, включая выявленные им в окр. с. Мильча Дубновского р-на Ровенской обл. Кроме того, по гербарным данным, известны местонахождения вида на Лысой горе в Золочевском р-не Львовской обл. и в окр. с. Чертовец Ивано-Франковской обл. (образцы хранятся в гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины). Некоторые авторы

рассматривают этот вид как *T. praemontanum* Klok. — эндемик Волыно-Подолии (Дідух, 1972; Заверуха, 1985). Однако он ничем существенно не отличается от западноевропейского *T. montanum*.

Euphorbia volhynica. Это узкий эндемик Волыно-Подолии, более широко распространенный на Подолии. На Волынской возвышенности известен из окр. городов Луцка и Ровно, а также из урочища Надслучанская Швейцария в пределах Полесья (Macko, 1937; Panek, 1939). Вид является реликтом плиоцена (Заверуха, 1985).

Carlina onopordifolia. Этот вид также является плиоценовым реликтом флоры Украины. Известно всего около десяти местонахождений вида в пределах Подолии и одно на Волыни в окр. с. Звиняче Гороховского р-на Волынской обл. По два местонахождения известно на Малопольской и Люблинской возвышенностях в Польше (Заверуха, 1985).

Daphne cneorum. Этот вид является плиоценовым реликтом Волыно-Подолии (Szafer, 1923, 1930; Kornaś, 1948; Мельник, 1986). Его дизъюнктивный ареал охватывает Атлантическую и Среднюю Европу, запад Средиземноморья, западную часть Восточной Европы, где основные местонахождения сконцентрированы на Украине и на Среднерусской возвышенности, единичные местонахождения известны в Брянской и Гомельской областях. На Украине вид произрастает в двух изолированных друг от друга частях ареала — в Приднепровье, на Волыно-Подолии и в Волынском Полесье. В Приднепровье вид произрастает в сосновых и сосново-дубовых лесах, на Волыно-Подолии и в Волынском Полесье — в сосновых, сосново-дубовых лесах и луговых степях. M. Koczwara (1925) впервые приводил *D. cneorum* для степных сообществ из формации Cariceta humile на останцовых горах Белой, Жулицкой, Лысой и Макитре, где вид сохранился до настоящего времени. Аналогичны условия произрастания этого вида на Лысой и Квитучей горах Волынской возвышенности.

Carex humilis. Это луговостепной вид, имеющий дизъюнктивный ареал, который охватывает Атлантическую, Среднюю и Восточную Европу. Основная часть местонахождений сконцентрирована на Волыно-Подольской и Среднерусской возвышенностях; между этими двумя возвышенностями вид встречается крайне редко. К востоку от Среднерусской возвышенности он появляется только на востоке Центрально-Казахстанского мелкосопочника — в горах Куу (Карамышева, Рачковская, 1973), а затем в горах Кузнецкого Алатау и в западной части Алтая, где произрастает в горных борах. Вид встречается также в Горном Крыму и на Кавказе (Клеопов, 1941; Лавренко, 1980а).

Еще В. Н. Хитрово (1907) указывал на реликтовый характер *C. humilis*, отмечая распространение этого вида в областях, не подвергавшихся оледенениям. На основании находок *C. humilis* в бывших Тамбовской и Черниговской губерниях, расположенных в области антропогеновых оледенений, В. В. Алехин в 1925 г. (цит. по: Алехин, 1986, 2-е изд.) отрицал реликтовую природу вида. Ю. Д. Клеопов (1941), отмечая тесную фитоценотическую связь *C. humilis* с целым рядом редких дизъюнктивно распространенных видов на территориях, не подвергавшихся оледенениям, подтверждает точку зрения Хитрово о реликтовом характере *C. humilis* и указывает на генетические связи этого вида с горными борами неогена и перигляциальными степями. M. Witschel (1980) подчеркивал реликтовый характер сообществ с участием *C. humilis* в Западной Европе. Проникновение *C. humilis* на территории, подвергавшиеся оледенениям, связано с активностью распространения вида (Лавренко, 1980а).

Присутствие общих эндемичных и реликтовых видов свидетельствует об общности происхождения волынских и подольских степей. Исходя из наличия в составе степной флоры запада Подолии *Daphne cneorum*, *Coronilla coronata* и учитывая палеоботанические данные (ископаемая пыльца хвойных), Koczwara (1925) приходит к выводу о реликтовом характере луговостепной растительности Подолии и указывает на ее генетическую связь с неогеновыми сосновыми борами.

Ю. Р. Шеляг-Сосонко с соавт. (1975) несколько детализируют это положение, отмечая, что первичные подольские степи образовались вследствие вызванной похолоданием декумбации древесного яруса светлых субсредиземноморских лесов, которые были распространены в Подолии в конце неогена. Об этом, в частности, свидетельствуют тот факт, что *Daphne cneorum* является характерным видом субсредиземноморских лесов порядка Orno-Ericion-Brometalia (Jakucz, 1961), а также наличие реликтовых сосновых боров в Кременецких горах, на Святой горе, у Белого Камня, возле г. Львова, у с. Страдч Яворивского р-на Львовской обл., у с. Окно Гусятынского р-на Тернопольской обл. (Koczwara, 1925; Шеляг-Сосонко и др., 1975). Мы разделяем эту точку зрения и считаем, что подобным образом сформировались первичные волынские степи. Вблизи описанных нами на Волынской возвышенности степей около с. Крупец Радзивиловского р-на Ровенской обл. сохранился реликтовый Меловый бор. На этом участке леса площадью 300 га произрастают характерные для степных сообществ региона виды: *Lembotropis nigricans, Daphne cneorum, Linum flavum, Helianthemum nummularium, Adonis vernalis* и др. (Андриенко, 1987).

Вопрос о ботанико-географической принадлежности волыно-подольских степей дискуссионен. Шеляг-Сосонко с соавт. (1975), Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Г. С. Куковица (1980) и др. относят волыно-подольские степи к центральноевропейскому типу, не учитывая близость их флористического состава к более восточным луговым степям. Е. М. Лавренко (1980а, б), наоборот, классифицировал волыно-подольские степи как восточноевропейские. Для выяснения этого вопроса необходимо рассмотреть ботанико-географические связи волыно-подольских степей с лугово-степной растительностью Европы в целом.

Помимо подольских, к волынским степям непосредственно примыкают (с запада) степи Люблинской возвышенности. Эти степные сообщества принадлежат к союзам Festucion valesiacae и Caricion humilis (Fijałkowski, 1972). Сравнение наших фитоценотических описаний степей Волынской возвышенности и описание люблинских степей, выполненных D. Fijałkowski (1972) и другими польскими ботаниками, показало большое сходство степных сообществ двух соседних возвышенностей, которые различаются отсутствием на Волынской возвышенности редких для Волыно-Подолии реликтовых видов: *Daphne cneorum, Euphorbia volhynica, Ranunculus zapalowiczii, Teucrium montanum*. Если Волынская и Подольская возвышенности не были затронуты оледенением, то Люблинская возвышенность покрывалась краковским оледенением (Szafer, 1977). Поэтому в отличие от волыно-подольских степей, образовавшихся автохтонно и сохранивших в себе реликтовые виды, люблинские степи образовались миграционным путем не только из подольского центра, как указывает W. Szafer (1977), но и из более близкого волынского центра.

Далее на запад в Польше экстразональные степи встречаются на известняковых, лёссовых, гипсовых обнажениях на Малопольской (Краковско-Велюнской) возвышенности, в Силезии и Померании, где представлены союзом Festucion valesiacae и ассоциациями Inuletum ensifolia; Sisymbrium-Stipetum capillatae; Potentillo-Stipetum capillatae; Seslerio-Scorzonerum purpureae (Dziubałtowski, 1923; Medwecka-Kornaŝ, 1960).

От Польши и Чехо-Словакии островки степей тянутся с востока на запад к южной Франции и с юга на север от Югославии к долине р. Рейн (Ellenberg, 1986). По мнению H. Ellenberg, в Средней Европе преобладают вторичные, возникшие под воздействием антропогенных факторов участки степной растительности, значительно реже встречаются первичные экстразональные лугово-степные участки из союза Festucion valesiacae класса Festuco-Brometea на бедных известковых почвах.

Луговые степи Средней Европы детально изучены Witschel (1980) на примере земли Баден-Вюртемберг в Германии. Первичные участки луговых степей приурочены к сухим теплым склонам южной экспозиции с выходами на поверхность

горных пород и представлены сообществами с доминированием *Carex humilis*. Сравнение наших фитоценотических описаний с описанием степных сообществ Баден-Вюртемберга (Witschel, 1980) показало присутствие многих общих видов, в том числе *Daphne cneorum, Teucrium montanum, Ranunculus oreophyllus* (викарный вид *R. zapalowiczii*).

Согласно Witschel (1980, 1984), M. Witschel, S. Seybold (1986), поскольку *Daphne cneorum* избегает культивируемые луга и вторичные степные сообщества, он является хорошим индикатором коренных сообществ, что свидетельствует о реликтовом характере первичных лугово-степных сообществ Средней Европы. Распространение этого вида, *Pulsatilla vulgaris*, а также листостебельных мхов *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* свидетельствует о генетической связи первичных луговых степей с реликтовыми сосновыми борами Cytiso-Pinetum, которые сохранились в Баден-Вюртемберге с времен неогена. Подобные участки экстразональной степной растительности с *Daphne cneorum*, соседствующие с реликтовыми сосновыми борами, известны также на территориях Франции, Швейцарии, Италии, Югославии, Румынии и других стран Европы (Gajewski, 1937; Aymonin, 1958; Hegi, 1975; Witschel, Seybold, 1986). Волыно-подольские степи близки по своему флористическому составу не только к среднеевропейским, но и, как отмечал Лавренко (1980а, б), к среднерусским каменистым степям (так называемым «сниженным альпам»; по: Козо-Полянский, 1931). К ним относятся разнотравно-низкоосоковые кальцефитно-степные сообщества, основными эдификаторами которых наряду с *Carex humilis* являются *Daphne cneorum* и другие реликтовые виды, приуроченные к неглубоким черноземным почвам, подстилаемым мелом, на склонах северных, северо-западных, западных экспозиций и на плакоре. Здесь представлены сообщества следующих ассоциаций: Stipa pennata + Daphne cneorum + + Carex humilis; Stipa capillata + Daphne cneorum + Carex humilis; Daphne cneorum + Carex humilis; Festuca valesiaca + Stipa pennata + Carex humilis и др. (Козо-Полянский, 1911, 1931; Барабаш, Голицын, 1962; Нешатаев, Собакинских, 1976; Васильченко, 1977; и др).

Помимо *Daphne cneorum*, в состав степной растительности Среднерусской возвышенности входят *Ephedra distachya* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Schiverekia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., отсутствующие на Волынской возвышенности, но произрастающие на Подольской. Как и луговые степи Средней Европы и Волыно-Подолии, каменистые степи Среднерусской возвышенности генетически связаны с сосновыми борами. В настоящее время установлено, что виды, формирующие сообщества «сниженных альп», — это не реликты ледникового периода, как полагал Б. М. Козо-Полянский (1931), а дериваты неогеновых лесов и перигляциальных степей. Это подтверждается тем, что в отложениях верхнего плиоцена вблизи Среднерусской возвышенности найдены ископаемые семена *Daphne cneorum* (Дорофеев, 1986).

Исходя из сходства флористического состава и эколого-фитоценотических особенностей степных сообществ Среднерусской и Волыно-Подольской возвышенностей, Лавренко (1980б) относит их к одному типу восточноевропейских луговых степей, выделяя особые региональные типы.

I. Д. Сакало (1955) описывает степные участки примыкающего с Запада к Среднерусской возвышенности Придеснянского плато в Сумской обл. Он относит эти участки, которые приурочены к выходам на поверхность меловых и лёссовых отложений в долине р. Десны, к петрофитным луговым степям формаций Festuceta valesiacae и Cariceta humile, выделяя ассоциации Carex humilis + Festuca valesiaca; Festuca valesiaca + Carex humilis. По мнению Сакало, эти степные участки являются дериватами перигляциальных степей.

К Подольской возвышенности с востока примыкает Приднепровская возвышенность, степные сообщества которой описаны Клеоповым (1928, 1933). Степные островки здесь приурочены к выходам на поверхность пород Украинского

кристаллического щита и лёссов. Автор описывает степные сообщества на Черночей горе в окр. сел Яблуновка и Малая Смилянка Смилянского р-на Черкасской обл., на склонах, по рекам Тясмин и Гнилой Ташлык, в урочище Талиевы Бурты в окр. с. Чаплинка Киевской обл. Растительность представлена сообществами формаций Stipeta capillatae, Festuceta valesiacae и др. Как редкий вид здесь встречается *Carex humilis* и отсутствует *Daphne cneorum*, произрастающий в сосновых лесах Приднепровья.

В 1988 г. на севере Приднепровской возвышенности в пределах Киевского лёссового плато в окр. с. Тулинцы Мироновского р-на Киевской обл. нами описан участок экстразональной степной растительности, занимающий лёссовидные склоны северной, северо-западной и северо-восточной экспозиций. Растительность представлена сообществами формаций Stipeta capillatae, Stipeta pennatae, Festuceta valesiacae, Pruneta fruticosae.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что участки лугово-степной растительности распространены на всем пространстве между Волыно-Подольской и Среднерусской возвышенностями. Как было отмечено выше, все они, как и степные сообщества Западной Европы, приурочены преимущественно к сухим, хорошо прогреваемым склонам южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций с выходящими на дневную поверхность или близко к поверхности залегающими горными породами (мел, известняки, гипс, лёсс, граниты, гнейсы и др.). Плакорные степи в Западной Европе, на Волыно-Подолии и в Приднепровье в настоящее время не встречаются. На Подольской возвышенности они ранее существовали, однако были распаханы. Последней распахали в 30-е годы ковыльную степь Панталыха на равнинном плато в междуречье рек Стрыпы и Серета (Тернопольская обл.) (Szafer, 1935). Как отмечал Szafer в указанной работе, существование плакорных степей на Подолии обусловлено не климатическими, а эдафическими факторами. Близкое к поверхности залегание карбонатных пород, отсутствие дренажа и, следовательно, выноса $CaCO_3$ оказали влияние на развитие степной растительности на возвышенных междуречьях подольских рек. Таким образом, приуроченные к специфическим геолого-геоморфологическим условиям островки плакорных степей на Подолии, как и степи на склонах, это — экстразональные растительные сообщества.

Несколько иные условия существования северных луговых степей на Среднерусской возвышенности. В связи с усилением континентальности климата в восточном направлении луговые степи здесь приурочены больше к склонам северной экспозиции, чем к южной; степные сообщества с *Carex humilis* зачастую произрастают на плакорах (Алехин, 1986; Лавренко и др., 1991).

К востоку от Среднерусской возвышенности распространены особые ботанико-географические типы луговых степей, которые Лавренко (1980б) относит к приволжским и заволжско-предуральским. Как и среднерусские луговые степи, они сменяются к югу настоящими степями. Таким образом, в отличие от западноевропейских и волыно-подольских экстразональных степей, окруженных лесными ландшафтами, среднерусские луговые степи занимают зональные позиции.

Как в экстразональных, так и в зональных типах луговых степей имеется много общих видов, которые составляют особый лугово-степной флороценотический комплекс. Это обстоятельство, по нашему мнению, не позволяет столь четко разграничить западно- и восточноевропейские луговые степи, как это делают некоторые авторы (Лавренко, 1980б; Шеляг-Сосонко и др., 1980). Лугово-степной флористический комплекс значительно отличается от настоящих степей, хотя имеются некоторые виды, которые, будучи хорологически связанными с полосой луговых степей, встречаются и в настоящих степях, но лишь в виде локальных популяций. Согласно Л. М. Носовой (1973), к ним принадлежат *Anemone sylvestris, Anthericum ramosum, Dracocephalum ruyschianum, Inula hirta,*

Iris hungarica, Linum flavum, Phleum phleoides, Salvia pratensis, Scabiosa ochroleuca, Scorzonera purpurea, Trifolium alpestre и некоторые другие виды.

Приведенные выше ботанико-географические данные свидетельствуют о том, что современные европейские луговые степи являются дериватами неогеновых сосновых боров. Несмотря на плейстоценовые оледенения, эти реликтовые лесные сообщества не были полностью уничтожены в Европе (Лавренко, 1981), а бóльшая часть их в результате вызванной похолоданием декумбации древесного яруса преобразовалась в перигляциальные степи. Под последними, согласно Лавренко (1981), подразумеваются степи, которые существовали во время ледниковых фаз плейстоцена в условиях резко континентального климата, холодного и сухого. Эту мысль одним из первых высказал Клеопов (1941), однако он указал на миграционное происхождение европейских перигляциальных степей из Азии. По нашему представлению, в свете всего изложенного выше более логичным является суждение об автохтонном образовании перигляциальных степей в Европе.

В растительном покрове перигляциальных степей Европы господствующими видами были *Carex humilis, Festuca valesiaca* и др. (Клеопов, 1941; Лавренко, 1981). Именно эти виды преимущественно являются эдификаторами современных экстразональных степных сообществ, что указывает на генетическую связь современных луговых степей Европы с перигляциальными. В послеледниковый период происходит не закончившаяся до настоящего времени миграция степных растений на территории, занятые в прошлом оледенениями. В связи с усилением ксерофитизации природной среды в Европе на месте сведенных лесов и кустарников интенсивно формируются вторичные степные сообщества.

Как уникальные памятники природы, имеющие важное значение для изучения генезиса растительного покрова, как своеобразные очаги сохранения реликтовых и эндемичных видов экстразональные степные сообщества заслуживают охраны. На Волынской возвышенности охраняются Вишневая гора (на правах заказника государственного значения) и Лысая гора (на правах заказника местного значения). Квитучая гора природоохранного статуса не имеет. На ней проводятся работы по террасированию склонов и посадке деревьев, что приводит к деградации уникального растительного покрова. Несмотря на то что Лысая гора имеет природоохранный статус, на ней добывают мел, разрушая гору и ее растительный покров. Растительный мир Лысой и Квитучей гор можно сохранить, остановив пагубные антропогенные воздействия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М.: Изд-во МГУ, 1986. 214 с. — *Андриенко Т. Л.* Меловый бор // Перспективная сеть заповедных объектов Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 234—235. — *Барабаш Г. И., Голицын С. В.* К характеристике травяно-кустарничковых группировок с *Daphne julia* K.-Pol. // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 12. С. 1806—1811. — *Білик Г. І.* Лучні степи // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. Київ: Наукова думка, 1973. С. 33—94. — *Васильченко Т. И.* Морфогенез *Daphne julia* (*Thymelaeaceae*) в условиях пастбищного и заповедного режимов // Бот. журн. 1977. Т. 66. № 9. С. 1266—1275. — *Геренчук К. И.* Область Волынской возвышенности // Физико-географическое районирование Украинской ССР. Киев: Изд-во Киевск. гос. ун-та, 1968. С. 155—165. — *Гринь Ф. О.* Рослинність крейдових відслонень // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. Київ: Наукова думка, 1973. С. 336—356. — *Дідух Я. П.* Нові місцезнаходження самосилу передгірного (*Teucrium praemontanum* Klok.) // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. № 3. С. 379—381. — *Дідух Я. П.* Степова рослинність Вишневої гори біля м. Ровно // Укр. бот. журн. 1974. Т. 31. № 3. С. 361—364. — *Дорофеев П. И.* Позднеплиоценовая флора села Моисеево на юге Тамбовской области // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 361—364. — *Жижин М. П., Стойко С. М.* Ботанічні резервати і пам'ятки природи Львівської області // Охорона природи Українських Карпат та прилеглих територій. Київ: Наукова думка, 1980. С. 194—219. —

Заверуха Б. В. Степові ділянки східної частини Волинського Лісостепу // Щорічник Українського ботанічного товариства. 1960. Т. 2. С. 39—40. — *Заверуха Б. В.* Флора Волыно-Подолии и ее генезис. Киев: Наукова думка, 1985. 192 с. — *Клеопов Ю. Д.* Рештки степової рослинністі в Черкаській окрузі // Охорона пам'яток природи на Україні. 1928. Т. 2. С. 3—15. — *Клеопов Ю. Д.* Залишки степової рослинністі на Київській височині // Журн. біо-ботанічного циклу ВУАН. 1933. № 5-6. С. 153—156. — *Клеопов Ю. Д.* Перегляциальные степи европейской части СССР. 1. Реликтовое звено *Caricion humilis* // Уч. зап. Харьковск. ун-та. 1941. № 22. С. 167—183. — *Козо-Полянский Б. М.* К флоре Воронежской губернии. 1. О некоторых новых и более редких для губернии видах // Тр. Бот. сада Имп. Юрьевск. ун-та. 1911. Т. 12. Вып. 1. С. 22—23. — *Козо-Полянский Б. М.* В стране живых ископаемых. Очерк из истории горных боров на степной равнине. М.: Учпедгиз, 1931. 184 с. — *Куковица Г. С.* Степная растительность Западной Подолии и ее охрана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984. 16 с. — *Лавренко Е. М.* Злаки и осоки, доминирующие в степных сообществах // Растительность европейской части СССР. М.: Наука, 1980а. С. 206—220. — *Лавренко Е. М.* Восточноевропейские луговые степи и остепненные луга // Там же. 1980б. С. 220—231. — *Лавренко Е. М.* О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 313—327. — *Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И.* Степи Евразии. Л.: Наука, 1991. 145 с. — *Мельник В. И.* Распространение и современное состояние *Daphne cneorum* (*Thymelaeaceae*) на Украине // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 52—57. — *Нешатаев Ю. Н., Собакинских В. Д.* Сниженные Альпы и тимьянники заповедного урочища Баркаловка (Курская область) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 480—487. — *Носова Л. М.* Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 188 с. — *Орлов О. О.* Степова рослинність Центрального Поділля та її антропогенні зміни // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41. № 6. С. 7—12. — *Осычнюк В. В.* Степи и сельскохозяйственные земли на их месте // География растительного покрова Украины. Киев: Наукова думка, 1982. С. 158—214. — *Роговиич А. С.* Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев, 1869. 147 с. — *Сакало І. Д.* Про кальцифільну природу степової флори европейської частини СРСР // Бот. журн. АН УРСР. 1955. Т. 12. № 2. С. 40—51. — *Хитрово В. Н.* *Carex humilis* Less. и ее значение в степном вопросе // Материалы к познанию природы Орловской губернии. Киев, 1907. № 7. С. 1—34. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Луцько-Ровенський (Волинський) лесовий геоботанічний округ дубово-грабових та грабових лісів // Геоботанічне районування Української РСР. Київ: Наукова думка, 1977. С. 131—137. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Жижин М. П., Куковиця Г. С.* Степова рослинність Львівської області // Укр. бот. журн. 1975. Т. 32. № 5. С. 630—638. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Куковица Г. С.* Степные заказники и памятники природы // Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев: Наукова думка, 1980. С. 220—285. — *Aymonin G.* Quelques aspects de phytocénoses à *Daphne cneorum* en particulier au Pays basque francais // Bull. du Centrele d'Etude et de Recherches Scientifiques. Biaritz, 1958. Vol. 2 (1). P. 51—91. — *Dziubaltowski S.* La distribution et l'écologie des associations steppiques sur le plateau de la Petite Pologne // Acta Soc. Bot. Polon. 1923. N 3. P. 185—196. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin; Hamburg: Verlag Paul Parey, 1975. Bd 5. Teil 2. 1584 S. — *Ellenberg H.* Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart: Ulmer, 1986. 989 S. — *Fijałkowski D.* Stosunki geobotaniczne Lubelszczyzny. Wroclaw; Warszawa; Krakow; Gdansk: Ossolineum, 1972. 258 S. — *Gajewski W.* Elementy flory polskiego Podola. Warszawa, 1937. 210 S. — *Jakucz P.* Die Phytozönologichen Verthältnisse der Flaumeichen Buschwälder Südost Mitteleuropas. Budapest: Akad. Kiado, 1961. 314 S. — *Koczwara M.* Granice florystyczne Podola // Kosmos. 1925. T. 50. S. 1285—1322. — *Kornaś J.* Wawrzynki polskie // Chronmy przyrodę ojczysta. 1948. T. 4. N 11/12. S. 13. — *Macko S.* Roślinnosć projaktowanych rezerwatów na Wołyniu // Ochrona przyrody. 1937. T. 18. S. 111—185. — *Medwecka-Kornas A.* Poland's steppe vegetation and its conservation // State Council for conservation of nature. Krakow, 1960. N 6. S. 1—32. — *Paczoski J.* Przyczynek do flory Wołynia. Spis roslin zebranych w roku 1890 w powiecie Dubieńskim // Pamietnek Fizjograficzny. 1891. N 11. S. 67—69. — *Paczoski J.* Dodatek do spisu roślin zebranych w pow. Dubieńskim w gub. Wołyńskiej // Pamietnek Fizjograficzny. 1896. N 14. S. 137—143. — *Paczoski J.* Spis roslin zebranych na Podolu, w północnej Bessarabji i kolo Zdolbunowa na Wołyńiu // Sprowozdania Komisyi fizjograficznej. 1899. N 1. S. 136—175. — *Panek J.* Zespół wisienki stepowej (*Prunetum fruticosum*) i jego sukcesja // Rocznik wołyński.

1931. N 2. S. 403—425. — *Panek J.* Roslinność okolic Równego // Ibid. 1930. N 1. S. 57—79. — *Panek J.* Wisniowa gora na Wołyńiu // Ochrona przyrody. 1933. N 13. S. 72—78. — *Panek J.* Roslinność stepowa i naskalna lessowego Wołyńia // Rocznik wołyński. 1939. N 7. S. 22—66. — *Szafer W.* Element górski we florze nizu polskiego // Rosprawy wydzialu matem. przyrod Polskiej Akad. Umiej. 1930. N 69. S. 1—112. — *Szafer W.* Las i step na zachodniem Podolu // Ibid. 1935. N 69. S. 1—151. — *Szafer W.* Trzeciorzedowe rosliny gorski na wale scytyjskim w ostoi podolsko-wolynskiej // Acta Soc. Bot. Polon. 1923. T. 6. N 1. S. 97—119. — *Szafer W.* Szataroślinna Polski nizowej // Szata roślinna Polski. Warszawa: PWN, 1977. T. 2. S. 17—188. — *Witschel M.* Xerothermvagetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. Karlsruhe, 1980. 212 S. — *Witschel M.* Zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung des Rechölderle (*Daphne cneorum*) auf der Baar und in Hegau // Verein fur Geschichte und Natürgeschichte der Baar Donaueschingen. 1984. Bd 35. S. 119—136. — *Witschel M., Seybold S.* Zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung von *Daphne cneorum* in Baden—Württenberg, unter Berücksichtigung der zönologichen Verhältnisse in den anderen Teilarealen // Jahrb. Ges Naturk. Württenberg, 1986. Bd 141. S. 157—200.

Центральный ботанический сад
АН Украины
Киев

Получено 19 XII 1990

SUMMARY

Extrazonal steppes of the Volynsk upland are analysed from the botanical and geographical points of view and in comparison with similar communities of other European regions. The greatest similarity in floristic and phytocoenotical aspects the Volynsk steppes have with those in the Podolsk district. The steppes of the Volynsk and Podolsk regions are also of the common origin. The former differ from the steppes of adjacent Lyublin upland in Poland by the presence of a number of rare species. Some common relic species can be found in the flora of the Volynsk-Podolsk, Middle European and Middle Russian steppes which corroborates the relic nature of the Northern Europe meadow steppes.

УДК 581.12 : 581.14

Г. Д. Леина

ВЗАИМОСВЯЗЬ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ И ПРИРОСТА СУХОЙ МАССЫ У ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ И ЦЕЛОГО РАСТЕНИЯ *CARDAMINE PRATENSIS* (*BRASSICACEAE*) В ТЕЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ПЕРИОДА

G. D. LEINA. THE RELATIONSHIP OF DARK RESPIRATION AND DRY MASS INCREMENT OF THE INDIVIDUAL ORGANS AND WHOLE PLANTS IN *CARDAMINE PRATENSIS* (*BRASSICACEAE*) DURING THE REPRODUCTION PERIOD

У многолетнего травянистого растения *Cardamine pratensis*, выращиваемого в условиях, максимально приближенных к естественным, определяли интенсивность дыхания и накопление сухой массы. Дыхание роста и дыхание поддержания рассчитывали по видоизмененной формуле J. Thornley (1970), решая уравнение прямолинейной регрессии. Показано, как выбор температуры для расчета удельных дыхательных затрат (УДЗ) отражается на величине коэффициентов дыхания у отдельных органов и целого растения *C. pratensis*. Сделан вывод, что для разделения дыхания на составляющие у растения в естественной среде произрастания необходимо сравнивать реальные величины УДЗ, учитывая фактические колебания температуры воздуха, а изучение взаимоотношения дыхания и роста проводить с учетом фазы развития растения. Рассмотрены некоторые из возможных причин получения низких значений коэффициента дыхания роста.

К настоящему времени сложились определенные подходы к оценке роли дыхания в энергетическом обеспечении продукционного процесса на уровне целого растения. Один из методов оценки — использование двухкомпонентной физиологической модели дыхания, предложенной K. McCree (1970), где отражена прямая связь между дыханием роста и фотосинтезом. Общеизвестно также уравнение Thornley (1970), где в отличие от уравнения McCree дыхание роста пропорционально приросту сухой массы. Несмотря на некоторые ограничения двухкомпонентной модели, например требование постоянства коэффициентов дыхания роста и поддержания, а также соотношения запасных и структурных веществ (Торнли, 1982), ее все-таки можно использовать при тщательно проведенных полевых измерениях (Amthor, 1986).

Вопрос о применимости этой модели для изучения взаимосвязи дыхания и роста отдельных органов растения является дискуссионным. Нельзя не согласиться с мнением W. Hunt и R. Loomis (1979) о том, что формула McCree теряет смысл, если вместо целого растения брать отдельные органы, где транспорт ассимилятов нарушает зависимость дыхания от фотосинтеза. Вместе с тем, зная теоретически возможные по химическому составу биомассы величины коэффициентов дыхания роста и дыхания поддержания, можно вычленить влияние на эти коэффициенты функциональной нагрузки органа (Johnson, 1983). Однако сейчас вполне определенно можно сказать, что изучение дыхания и накопления сухой массы в отдельных органах необходимо прежде всего для выяснения механизмов регуляции взаимоотношения дыхания и роста на уровне целого растения, иначе говоря, для решения одной из главных задач проблемы продуктивности растения. P. Gaastra (1963; цит. по: Yamaguchi, 1978) писал, что понять взаимосвязь между ростом и дыханием сельскохозяйственных растений

в поле можно только при изучении дыхания отдельных органов в онтогенезе. R. Szaniawski и M. Kielkiewicz (1982) также подчеркивают, что работающую модель роста растения можно построить только тогда, когда известны энергетические затраты отдельных органов. О необходимости разделения растения хотя бы на две части (побеги и корни) пишут некоторые авторы (Hansen, Jensen, 1977; Hansen, 1978; Торнли, 1982; Lambers et al., 1983).

Хотя исследователи представляют себе ограниченность двухкомпонентной модели в продолжительных опытах, тем не менее к настоящему времени с использованием этой модели выполнен ряд работ, в которых изучаемые показатели определяются в течение всего онтогенеза. Разделение дыхания на составляющие на уровне отдельных органов выполнено в основном на сельскохозяйственных растениях, выращиваемых в поле (Horie, 1977; Kimura et al., 1978; Головко, 1984; Голик, 1986) или в почвенной культуре в сосудах на открытом воздухе (Голик, Гуляев, 1984; и др.). При такой постановке опыта необходимо учитывать естественные колебания температуры в онтогенезе и в течение суток — один из главных факторов, влияющих на скорость роста и развития растения (Леопольд, 1968; Rajan, Blackman, 1975; Gent, Enoch, 1983).

В этом случае анализ результатов усложняется. Возникает вопрос, при какой температуре рассчитывать дыхательные затраты (ДЗ), которые сопоставляются с фактическим приростом растения (органа). Часто ДЗ рассчитывают при какой-то одной температуре, что значительно упрощает и проведение опыта (за температурой опыта не следят), и обработку данных. Выбор температуры в этих работах, главным образом отечественных, как правило, не обосновывается (Головко, 1984; Голик, Гуляев, 1984; и др.). Из зарубежных работ к началу нашего исследования нам была известна только одна, в которой дыхание кукурузы измерено и рассчитано при той же температуре, что и прирост в поле (Horie, 1977).

Цель настоящей работы — определить коэффициенты дыхания роста и дыхания поддержания в отдельных органах и в целом растении у представителя дикой флоры *C. pratensis*, используя фактические, измеренные в течение репродуктивного периода величины прироста сухого вещества и интенсивности темнового дыхания (ИД); оценить, как выбор температуры для расчета ДЗ отражается на величине коэффициентов дыхания; проанализировать причины отклонения у отдельных органов коэффициента дыхания роста от теоретически рассчитанной величины.

Материал и методика

Многолетнее травянистое растение сем. *Brassicaceae Cardamine pratensis* выращивали на делянке в условиях, максимально приближенных к естественным. Подробное описание постановки опыта и исходные для последующих расчетов величины ИД и сухой массы органов *C. pratensis* приведены в предыдущей статье (Леина, Юдина, 1989).

Измерения ИД и накопления сухой массы органов проводили одновременно в период генеративного развития (V—VI 1983). За это время 7 раз брали пробы растительного материала. Подсчитав число растений в пробе, определяли среднюю величину массы каждого органа для одного растения. Одну часть растительного материала использовали для измерения ИД, другую часть высушивали при 80 °C до постоянного веса. Биомассу растения (органа) выражали в мг сухой массы. ИД определяли манометрическим методом на аппарате Варбурга при температурах, имевших место в это время года (5—30 °C), с 5-градусным интервалом. ИД отдельных органов рассчитывали в мкл O_2/г сух. массы·ч. Для расчета УДЗ, ИД умножали на коэффициент 0.03216 (Леина, Юдина, 1989) и выражали в мг CH_2O/г сух. массы·сут.

В период измерения изучаемых показателей для записи температуры окружающего воздуха использовали недельный термограф М-16АН, поставленный на делянке среди растений.

Для расчета составляющих дыхания использовали видоизмененную формулу Thornley (1970) $r_\Sigma = a\mu + m$, где r_Σ — УДЗ, мг CH_2O/г сух. массы·сут; μ — относительный прирост (ОП), мг/г сух. массы·сут; a — коэффициент дыхания роста, сут$^{-1}$; m — коэффициент дыхания поддержания, мг CH_2O/г сух. массы·сут. Коэффициенты рассчитаны методом регрессионного анализа.

Сопоставление УДЗ и ОП сухой массы органов и целого растения *C. pratensis* проводили в течение сезона, разбив его на 3-дневные отрезки. Величину УДЗ рассчитывали: 1) при средней за сезон температуре воздуха +15°; 2) при средней максимальной температуре за сезон +23°; 3) при средней за 3 дня среднесуточной температуре воздуха, которую далее будем условно называть «фактической».

Оценка точности коэффициентов a и m довольно затруднительна. При обработке результатов нашего опыта вряд ли можно было использовать критерии достоверности «большой» статистики вследствие непродолжительности периода роста всех органов *C. pratensis*, невозможности воспроизведения полевого опыта в отличие от лабораторного, взаимосвязи сопоставляемых по ходу вегетации величин УДЗ, ОП и их зависимости от физиологического состояния растения. В то же время из экспериментальной оценки доверительного интервала исходных показателей, которые используются при расчете коэффициентов дыхания (на примере весенних розеточных листьев *C. pratensis*), следует, что для r_Σ он составляет 4.4, а для μ — 5.3% при $P = 0.95$. По-видимому, сложение ошибок r_Σ и μ и даст максимальную величину ошибки определения коэффициентов дыхания. D. Irwing и J. Silsbury (1987) для 8 видов культурных растений оценивают коэффициент m с такой же ошибкой.

Значения ИД, положенные в основу расчета УДЗ, взяты с температурных кривых дыхания *C. pratensis*, аппроксимированных по методу наименьших квадратов. Работа выполнена на ЭВМ с использованием стандартной программы «Полиномиальная регрессия» (Дьяконов, 1987).

Специально поставленный опыт показал, что величина ошибки определения температурного коэффициента Q не превышает величину ошибки определения ИД.

Потенциальную интенсивность фотосинтеза (ПИФ) отдельных органов *C. pratensis* определяли в токе меченой углекислоты (Вознесенский и др., 1965), содержание белкового азота (БА) — по Кьельдалю с предварительным осаждением белка по Бернштейну (Вальтер и др., 1957).

Результаты и обсуждение

На рис. 1 и 2 представлены данные, характеризующие температурный режим произрастания *C. pratensis*, а также абсолютные приросты сухой массы целого растения на сезон. Распределение температур по фазам развития *C. pratensis* неодинаково (рис. 1). Если за 100% принять встречаемость температур заданного интервала за весь сезон (низкие положительные — до 10, средние — 10—20, высокие — выше 20 °С), то каждой фазе развития *C. pratensis* будет соответствовать свой температурный режим. Так, в фазу бутонизации зафиксировано 70% случаев низких температур. Остальные 30% случаев низких температур распределены между фазами цветения и плодоношения. Цветение *C. pratensis* совпало с самым теплым периодом сезона, когда наблюдались почти полное отсутствие низких положительных температур и самая высокая встречаемость максимальных (до 45%).

Как и следовало ожидать, в соответствии с температурными условиями и фазой развития осуществляется процесс накопления сухой массы растением

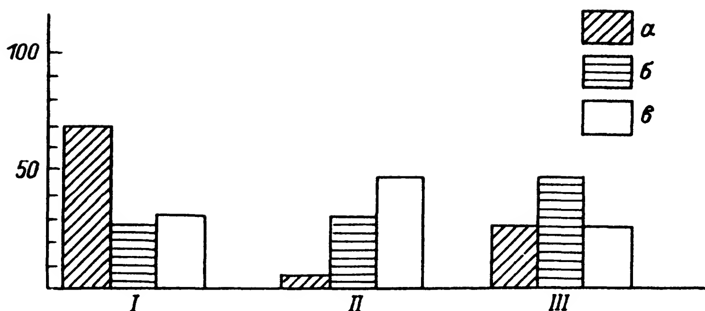


Рис. 1. Температурный режим произрастания *Cardamine pratensis*.

По оси абсцисс — фазы развития растения: *I* — бутонизация, *II* — цветение, *III* — плодоношение; по оси ординат — встречаемость температур заданного интервала: *а* — до 10, *б* — 10—20, *в* — выше 20 °С. За 100% принята встречаемость температур данного интервала за весь сезон.

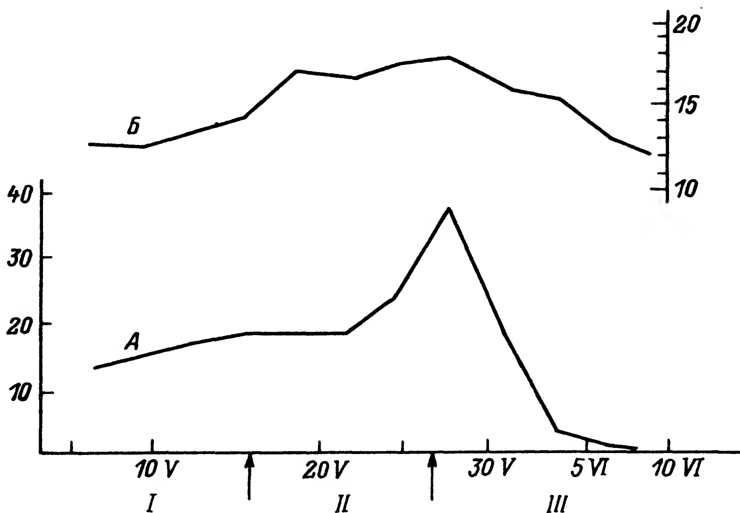


Рис. 2. Сезонная динамика абсолютного прироста целого растения *Cardamine pratensis* (*А*) в зависимости от температуры воздуха (*Б*).

По оси абсцисс — календарные даты сезона исследования и фазы развития растения *I—III* (см. рис. 1); по осям ординат: слева — абсолютный прирост ΔW, мг сух. массы/сут; справа — средние за 3 дня среднесуточные температуры воздуха, °С.

C. pratensis (рис. 2, *А*). До начала плодоношения накопление сухой массы происходит с нарастающей скоростью, о чем свидетельствует увеличение суточного прироста биомассы от 12 до 37 мг/сут в конце цветения. Максимальный прирост сухой массы совпадает с самой высокой среднесуточной температурой сезона (рис. 2, *Б*). В фазу плодоношения накопление биомассы замедляется и полностью прекращается к 10 VI.

О тесной взаимосвязи температурных условий сезона и величин абсолютного прироста целого растения *C. pratensis* свидетельствует высокая положительная величина коэффициента корреляции $r = +0.93$.

Рассмотрим величины коэффициентов дыхания роста: *а* — коэффициент прямолинейной регрессии, по которому можно определить, как количественно изменяется r_Σ при изменении μ и сколько глюкозы окисляется в дыхании для энергетического обеспечения синтеза единицы структурной биомассы.

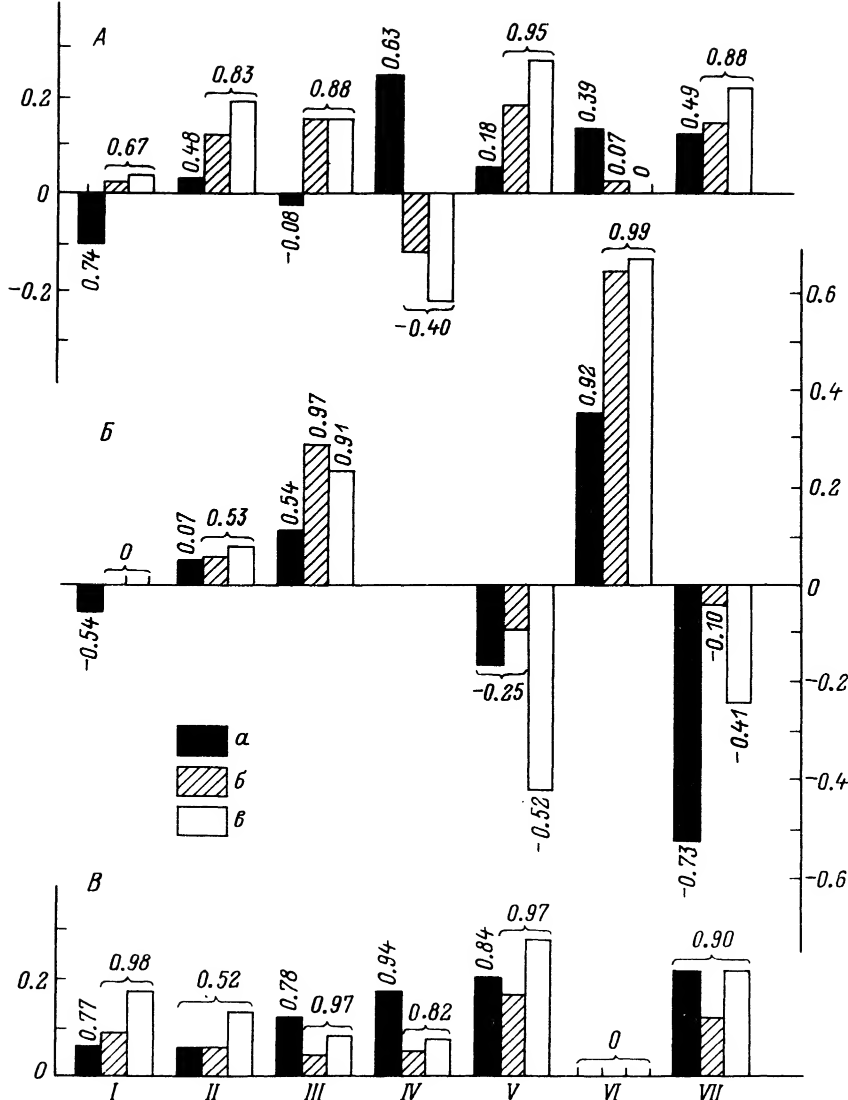


Рис. 3. Величины коэффициента a (по осям ординат) отдельных органов и целого растения *Cardamine pratensis*.

А — весь период роста, *Б* — фаза бутонизации, *В* — фаза цветения. По осям абсцисс — органы растения: *I* — генеративные; *II* — стебель; листья: *III* — стеблевые, *IV* — розеточные; *V* — вся надземная часть; *VI* — подземные органы; *VII* — целое растение. Температурные варианты расчета: *а* — фактическая температура, *б* — 15, *в* — 23 °С. Цифры над столбиками — величины коэффициента корреляции $r_{r_\Sigma/\mu}$.

На рис. 3 приведены величины коэффициента дыхания роста a в онтогенезе, которые были получены для отдельных органов, надземной части и целого растения *С. pratensis* при разных способах расчета. Из представленных на рис. 3 данных следует, что выбор температуры расчета оказывает существенное влияние на величину коэффициента регрессии a> Остановимся подробнее на механизме этого влияния.

На рис. 4 представлены сезонная динамика величин ОП сухой массы и УДЗ отдельных органов, а также целого растения *С. pratensis*, вычисленных для

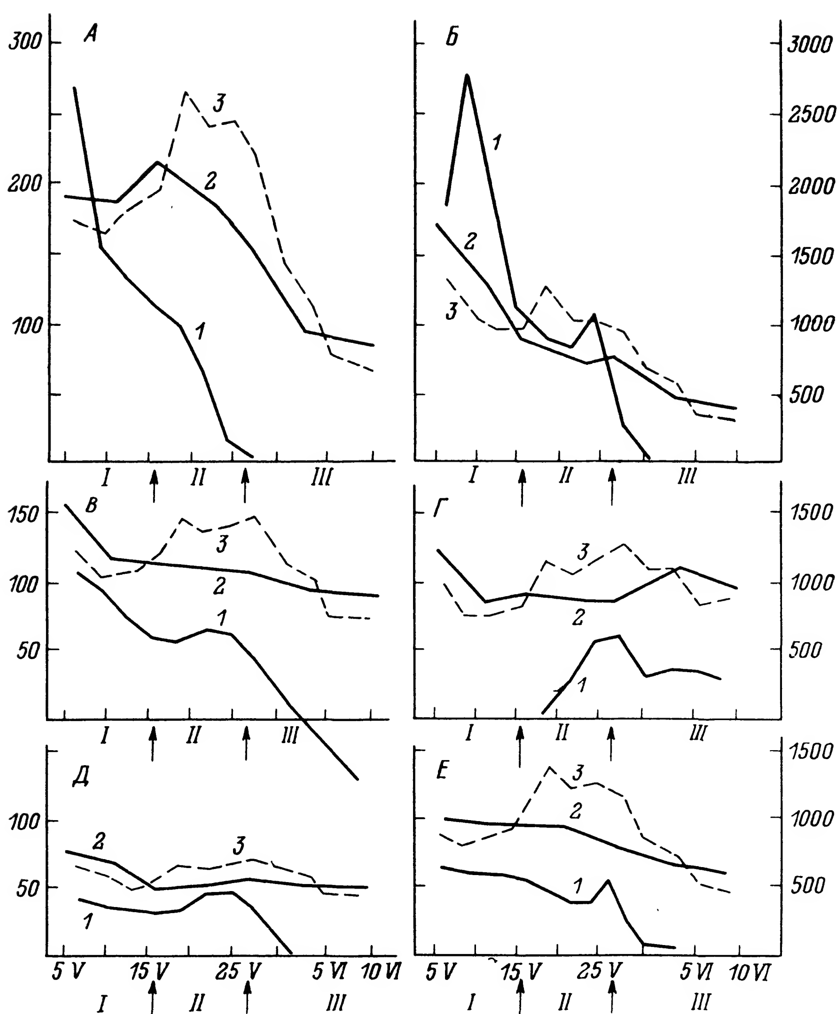


Рис. 4. Относительный прирост, дыхательная способность (ДС) и фактическая интенсивность дыхания (ИД) отдельных органов и целого растения *Cardamine pratensis* в течение репродуктивного периода.

Органы: *А* — генеративные; *Б* — стебель; листья: *В* — стеблевые, *Г* — розеточные; *Д* — подземные органы; *Е* — целое растение. По осям абсцисс — календарные даты сезона исследования и фазы развития растения *I—III* (см. рис. 1); по осям ординат: слева — относительный прирост μ (*1*), мг/г сух. массы·сут, справа — ДС (*2*) при 15 °С и фактическая ИД (*3*), мкл O_2/г сух. массы·ч.

фактической температуры воздуха и 15 °С. Сезонный ход УДЗ при средней максимальной за сезон температуре 23 °С не приводится, чтобы не загромождать рисунок. Он может несколько отличаться от такового при 15 °С, так как при определении температурной зависимости дыхания органов *C. pratensis* выявлена тенденция к изменению величины температурного коэффициента Q_{15-23}, в течение сезона. Это особенно заметно у стебля, стеблевых листьев и подземных органов *C. pratensis* (табл. 1).

При анализе изменений ОП отдельных органов в сезоне показана их индивидуальность, проявившаяся как в самой величине, так и в сезонной динамике этого показателя. Максимальный ОП (более 250 мг/г сух. массы·сут) зарегистрирован в начале бутонизации у генеративных органов и стебля, минимальный (менее 50 мг) — в течение довольно длительного времени у подземных органов и весенних

ТАБЛИЦА 1

Изменение температурного коэффициента $Q_{15-23°}$ у отдельных органов *Cardamine pratensis* в течение репродуктивного периода (по аппроксимированным температурным кривым дыхания)

Органы	Дата						
	5 V	11 V	16 V	23 V	27 V	3 VI	10 VI
Генеративные	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	2.1	1.9
Стебли	1.7	1.9	2.0	2.1	2.1	2.1	2.0
Листья							
стеблевые	1.5	1.7	1.8	1.8	1.8	1.8	1.7
розеточные	1.8	1.9	2.0	2.0	2.0	2.0	1.9
Подземные	1.6	1.7	1.9	1.8	1.8	1.9	1.9

розеточных листьев. Генеративные органы, стебли и стеблевые листья проявляют однотипную сезонную динамику ОП: в основном снижение ОП во времени, но с разной скоростью, которая определяется как начальными величинами ОП, так и длительностью периода роста. Раньше всего (27 V) прекращается рост у генеративных органов, позднее всего (3 VI) — у стеблевых листьев. Прекращение роста стебля и подземных органов (биомасса которых в основном образована корневищем) происходит одновременно 30 V, хотя по величине и сезонной динамике ОП эти органы отличаются друг от друга. Розеточные листья имеют максимальный ОП в конце цветения.

Поскольку сезонный ход дыхания органов *C. pratensis* при некоторой постоянной температуре и сезонный ход дыхания при естественной переменной температуре различаются (рис. 4), УДЗ при 15, 23 °С и фактические УДЗ по отношению к сезонному ходу ОП сухой массы находятся в сопряженности разной степени. Для всех случаев определения коэффициента a был рассчитан коэффициент корреляции $r_{r_\Sigma/\mu}$ как количественная мера сопряженности изучаемых процессов. В большинстве случаев увеличение коэффициента корреляции, которое свидетельствует об усилении сопряженности дыхания и роста, приводило к увеличению коэффициента дыхания роста. Однако прямую пропорциональную связь между этими показателями не получили. Иногда одной и той же величине коэффициента корреляции соответствуют разные величины коэффициента a (рис. 3). Почему получается так, становится понятным, если вспомнить простую формулу расчета коэффициента регрессии через коэффициент корреляции (Рокицкий, 1967). Для наших показателей она имеет вид $a = R_{r_\Sigma/\mu} = \frac{\sigma_{r_\Sigma}}{\sigma_\mu} r_{r_\Sigma/\mu}$, где $R_{r_\Sigma/\mu}$ — коэффициент регрессии, σ_{r_Σ} и σ_μ — средние квадратичные отклонения от средних УДЗ и ОП в сезоне соответственно. Величина σ_μ при всех трех вариантах расчета коэффициента a одинакова. Отсюда следует, что коэффициент a пропорционален произведению σ_{r_Σ} и $r_{r_\Sigma/\mu}$. При сравнении трех температурных вариантов расчета отношение значений сигм изменяется только вследствие изменения σ_{r_Σ}, на величину которой оказывают влияние как форма кривой УДЗ в сезоне, так и абсолютные величины УДЗ, возрастающие при повышении температуры расчета. Иными словами, выбор температуры расчета УДЗ имеет принципиальное значение, так как от этого зависит величина коэффициента дыхания роста.

Каково влияние фактора времени на величину коэффициента a? Необходимо подчеркнуть, что здесь важна не только продолжительность периода роста, взятого для расчетов, но и фаза развития изучаемого растения. Так, в фазе бутонизации при всех вариантах расчета у генеративных органов, надземной части и целого растения *C. pratensis* взаимосвязь дыхания и роста не проявляется, тогда как во время цветения у большинства органов прослеживается тесная связь

изучаемых показателей. Отсутствие связи УДЗ и ОП в фазе цветения у подземных органов, по-видимому, можно объяснить изменением донорно-акцепторных отношений в системе целого растения. По нашим данным, во время цветения поступление ^{14}C-метки в подземные органы *C. pratensis* усиливается по сравнению с предыдущей фазой развития. В результате этого, видимо, нарушается соотношение структурных и запасных веществ в биомассе органа, и формула Thornley становится неприемлемой (McCree, 1974; Hunt, Loomis, 1979).

Если учесть вышесказанное, то едва ли можно считать корректным определение коэффициентов дыхания для всего периода роста растения. Расчет «в целом за сезон» обедняет информативные возможности применяемого метода разделения дыхания на составляющие и дает искаженное представление о наличии связи между дыханием и ростом. Например, если рассматривать величину коэффициента *a* за весь период роста (расчет УДЗ при фактических температурах), то получается, что у генеративных органов и стеблевых листьев вообще нет связи УДЗ и ОП. Однако анализ результатов по фазам развития позволяет выявить динамику взаимоотношения изучаемых показателей в ходе реализации растением генетической программы роста. Иначе говоря, следует не только рассчитывать УДЗ при фактических температурах, но и привязывать расчет к определенным фазам развития растения. Далее, остановившись на положительных величинах коэффициента *a*, можно попытаться понять, почему он отличается от теоретически возможного при данном химическом составе биомассы растения. Не меньший интерес представляют те случаи, когда у органа растения связь дыхания и роста не проявляется. Разобраться в этом необходимо, если хотим понять взаимосвязь процессов, регулирующих продуктивность на уровне целого растения.

В табл. 2 представлены величины коэффициента дыхания роста и соответствующие им коэффициенты дыхания поддержания, рассчитанные по фактическим УДЗ для тех органов *C. pratensis* и в ту фазу развития, когда это можно сделать, т. е. когда существует положительная связь между изучаемыми показателями. В фазу цветения для целого растения и надземной части получен коэффициент *a*, близкий к теоретическому. Коэффициент дыхания роста у стеблевых и розеточных листьев несколько ниже. Самые низкие величины коэффициента *a* получены для стебля и генеративных органов.

На примере стебля и стеблевых листьев *C. pratensis*, у которых можно сравнить коэффициенты дыхания по фазам развития растения, видно, что коэффициент *a* не изменяется при переходе растения от бутонизации к цветению.

Теоретически по величине коэффициента *a* можно судить об энергетической эффективности дыхания, так как коэффициент дыхания роста является показа-

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты дыхания (*a*, *m*), рассчитанные по фактическим величинам удельных дыхательных затрат, и содержание белкового азота (БА), мг/г сух. массы в отдельных органах и в целом растении *Cardamine pratensis*

Органы	Фазы					
	бутонизации			цветения		
	a	*m*	БА	*a*	*m*	БА
Генеративные			51.7	0.06	75	38.0
Стебли	0.05	39	29.2	0.06	31	17.7
Листья						
стеблевые	0.11	27	40.4	0.12	36	38.4
розеточные			14.1	0.17	30	22.6
Надземные				0.20	34	
Подземные	0.35	6	16.8			13.5
Целое растение				0.21	28	

телем, характеризующим соотношение количества дыхательного субстрата, окисление которого обеспечивает энергией процессы синтеза, и количества вновь образованной структурной биомассы. Чем меньше величина коэффициента *a*, тем больше энергетическая эффективность дыхания, а следовательно, и эффективность роста. Однако на практике величина коэффициента *a*, особенно у отдельных органов растения, определяется не только энергетической эффективностью дыхания.

Как правило, величину коэффициента *a* связывают с химическим составом биомассы, и прежде всего с энергоемкими процессами синтеза белка (Penning de Vries et al., 1974; и др.). Однако содержанием белка нельзя объяснить разницу величин коэффициента *a* у отдельных органов *C. pratensis*. По нашим данным (табл. 2), содержание БА в генеративных органах и стеблевых листьях во время цветения одинаково, а величины коэффициента *a* различаются в 2 раза. В другом случае коэффициент *a* розеточных листьев в эту же фазу по сравнению со стеблевыми выше в 1.4, а содержание БА в них меньше в 1.7 раза. Следовательно, у названных органов повышение коэффициента дыхания роста не связано с количеством синтезируемого белка.

Другое возможное объяснение низких величин коэффициента дыхания роста — использование АТФ и восстановителя, образованных непосредственно в фотосинтезе, для синтеза структурной биомассы и процессов поддержания (Raven, 1976; Семихатова, Заленский, 1982). Действительно, у *C. pratensis* потенциальной способностью к фотосинтезу обладают все органы надземной части растения (табл. 3). В то же время результаты сравнительного определения величины ПИФ (когда в одну фотосинтетическую камеру закладывают все изучаемые органы) показали, что ПИФ и коэффициент *a* значительно выше у листьев *C. pratensis*, чем у генеративных органов и стебля. В таком случае остается предположить, что использование энергетических эквивалентов, образованных в фотосинтезе, не зависит от интенсивности фотосинтеза.

Дыхательные затраты и соответственно коэффициент *a* органа могут определяться также качеством исходных веществ для синтеза биомассы. Они понижаются, если азот, используемый для синтеза, находится в восстановленной форме. Так, по F. Penning de Vries и H. van Laar (1977), при синтезе из нитратов 1 г белка поглощается в процессе дыхания 0.174, а из аминокислот — только 0.106 г кислорода. Образованные в листьях на свету за счет энергетических эквивалентов фотосинтеза восстановленные азотистые вещества попадают в орган-акцептор, в результате чего исключается необходимость ДЗ на их образование и, следова-

ТАБЛИЦА 3

Относительные величины потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) отдельных органов надземной части *Cardamine pratensis* в течение репродуктивного периода (за 100% принята сумма ПИФ всех органов)

Органы	Фазы		
	бутонизации	цветения	плодоношения
Генеративные	10.2	2.0	16.9
Стебли	7.6	8.0	5.6
Листья			
стеблевые	37.9	48.7	33.7
розеточные	26.5	34.0	23.6
старые розеточные	17.8	7.3	20.0*
Всего	100	100	100

Примечание. Звездочкой отмечены укоренившиеся старые розеточные листья.

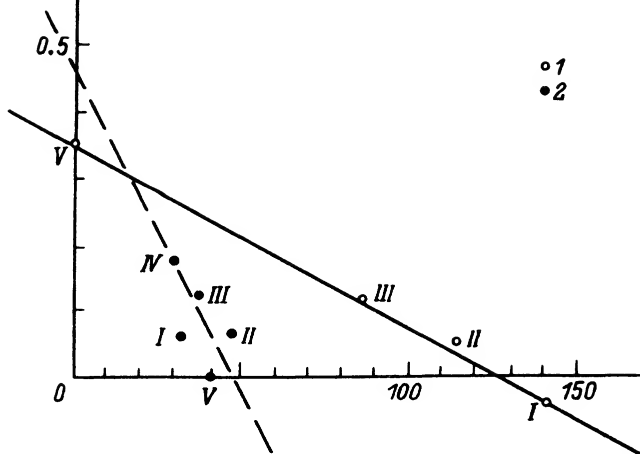


Рис. 5. Взаимосвязь величины коэффициента дыхания роста *a* со скоростью накопления белкового азота в отдельных органах *Cardamine pratensis*.

Органы растения: *I* — генеративные; *II* — стебель; листья: *III* — стеблевые, *IV* — розеточные; *V* — подземные органы. Фазы: *1* — бутонизации, *2* — цветения. По оси абсцисс — μ_{N}б мг *N*б/г *N*б·сут; по оси ординат — величина коэффициента *a*.

тельно, снижается коэффициент дыхания роста *a*. О скорости поступления азотистых веществ в орган отчасти можно судить по скорости накопления БА в нем, которая и была рассчитана на основании изменения содержания БА в отдельных органах *C. pratensis* в онтогенезе.

При сопоставлении относительной скорости накопления БА растущих органов (мг*N*б/г*N*б·сут) с величиной коэффициента *a* (рис. 5) получилось, что во время бутонизации между ними существует отрицательная прямолинейная корреляция: более высоким скоростям накопления БА органом соответствовали более низкие величины коэффициента дыхания роста. В фазу цветения такая четкая отрицательная связь между названными показателями не наблюдается вследствие сближения относительных скоростей накопления БА в различных органах *C. pratensis*, хотя тенденция к снижению величины *a* с увеличением относительной скорости накопления БА все-таки прослеживается.

При анализе эффективности дыхания в процессе синтеза структурной биомассы органами *C. pratensis* вопрос о влиянии альтернативного цианидрезистентного пути дыхания, которому так много уделяют внимания (Lambers et al., 1983; и др.), по-видимому, не является актуальным. Полученные на отдельных органах *C. pratensis* величины коэффициента дыхания роста, как правило, ниже теоретических. Более высокий коэффициент *a* для подземных органов в фазу бутонизации вполне объясним усиленным поступлением нитратов из почвы, о чем свидетельствует высокая скорость накопления БА в надземной части *C. pratensis* в это же время. Однако в самих подземных органах *C. pratensis* в фазу бутонизации накопления БА не обнаружено (рис. 5).

Величины коэффициента дыхания роста, полученные на отдельных органах и целом растении *C. pratensis*, все-таки вписываются в общую картину, характеризующую эффективность дыхания в процессе новообразования биомассы растением (Moldau, Karolin, 1977; Kimura et al., 1978; Szaniawski, Kielkiewicz, 1982; Семихатова, 1990; и др.). Правда, коэффициент дыхания роста органов *C. pratensis*, связанных с генеративным размножением, ближе к нижней границе встречающихся в литературе величин (Hansen, Jensen, 1977; Lambers et al., 1979).

Коротко остановимся на коэффициенте дыхания поддержания *m* отдельных органов *C. pratensis* (табл. 2). Наиболее полно можно охарактеризовать дыхание поддержания органов в фазе цветения. В это время максимальный коэффициент дыхания поддержания получен для генеративных органов. У стеблей, стеблевых и розеточных листьев величины *m* близки. Дыхание поддержания у надземной части *C. pratensis*, которое определяется долевым участием биомассы стебля и листьев, составляет 34 мг CH_2O/г сух. массы·сут. Величина дыхания поддержания, рассчитанная для целого растения, несколько ниже по сравнению с таковой для надземной части. Вероятно, это связано с низким дыханием поддержания подземных органов. По крайней мере в фазу бутонизации оно достигало всего 6 мг. Это — низкая величина коэффициента *m* для подземных органов (Hansen, Jensen, 1977; Lambers et al., 1979; и др.), хотя в литературе встречаются величины такого же порядка — 10—14 мг (Horie, 1977; Moldau, Karolin, 1977). Следует подчеркнуть, что указанные величины коэффициента *m* получены при температуре, более высокой, чем у *C. pratensis* в нашем опыте.

Сезонное изменение коэффициента дыхания поддержания можно проследить, как и в случае с коэффициентом дыхания роста, на примере стебля и стеблевых листьев сердечника. У стебля происходит обычное в онтогенезе снижение *m*, отмеченное в ряде работ (Jones et al., 1978; Голик, 1986; и др.); оно связано с уменьшением содержания белка (Amthor, 1986). Среднее содержание БА в стебле *C. pratensis* во время бутонизации составляло 29.2, а во время цветения — 17.7%, соответствующие величины коэффициента *m* равны 39 и 31 мг. У стеблевых листьев *C. pratensis* в период роста растения на фоне незначительного изменения содержания БА наблюдается увеличение дыхания поддержания от 27 до 36 мг, что свидетельствует о качественном отличии физиолого-биохимического состояния этого органа.

Итак, в зависимости от способа расчета удельных дыхательных затрат получено три ряда величин коэффициентов дыхания для отдельных органов и для целого растения представителя дикой флоры *Cardamine pratensis*. Искусственное выравнивание температуры (расчет УДЗ при средней температуре за сезон), выравнивание и повышение температуры (расчет УДЗ при средней максимальной температуре за сезон) привели к изменению формы сезонного хода УДЗ, степени сопряженности сезонной динамики УДЗ с относительным приростом сухой массы и, как следствие, к изменению величин коэффициентов дыхания по сравнению с величинами, полученными с учетом естественного колебания температуры в сезоне. Не вызывает сомнения тот факт, что для разделения дыхания на составляющие у растения в естественной среде произрастания необходимо сравнивать реальные величины удельного дыхания и относительного прироста растения (органа). Помимо этого, изучение взаимоотношения дыхания и роста следует проводить с учетом фазы развития растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вальтер О. А., Пиневич Л. М., Варасова Н. Н. Практикум по физиологии растений с основами биологии. М.; Л.: Гос. изд-во с.-хоз. лит., 1957. 341 с. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Голик К. Н.* Составляющие темнового дыхания льна в онтогенезе // С.-хоз. биол. 1986. № 3. С. 70—74. — *Голик К. Н., Гуляев Б. И.* Сезонная динамика составляющих темнового дыхания яровой пшеницы // Физиол. и биох. культ. раст. 1984. Т. 16. № 1. С. 56—61. — *Головко Т. К.* Онтогенетические изменения дыхания в связи с продуктивностью картофеля // Физиологические основы продуктивности картофеля в Коми АССР. Тр. Коми филиала АН СССР. 1984. № 64. С. 50—61. — *Дьяконов В. П.* Справочник по алгоритмам и программам на языке бейсик для персональных ЭВМ. М.: Наука, 1987. 143 с. — *Леина Г. Д., Юдина О. С.* Темновое дыхание и накопление сухой массы многолетним растением сердечником луговым в течение репродуктивного периода //

Физиол. раст. 1989. Т. 36. Вып. 2. С. 284—293. — *Леопольд А.* Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 494 с. — *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. Минск: Вышейная школа, 1967. 328 с. — *Семихатова О. А.* Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л.: Наука, 1990. 73 с. — *Семихатова О. А., Заленский О. В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 130—145. — *Торнли Дж. Г. М.* Математические модели в физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1982. 311 с. — *Amthor J. S.* Evolution and applicability of a whole plant respiration model // J. Theor. Biol. 1986. Vol. 122. N 4. P. 473—490. — *Gent M. P. N., Enoch H. Z.* Temperature dependence of vegetative growth and dark respiration; a mathematical model // Plant Physiol. 1983. Vol. 71. N 3. P. 562—567. — *Hansen G. K.* Utilisation of photosynthates for growth, respiration and storage in tops and roots of *Lolium multiflorum* // Physiol. Plant. 1978. Vol. 42. N 1. P. 5—13. — *Hansen G. K., Jensen C. R.* Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum* // Physiol. Plant. 1977. Vol. 39. N 2. P. 155—164. — *Horie T.* Simulation of sunflower growth. I. Formulation and parametrisation of dry matter production, leaf photosynthesis, respiration and partitioning of photosynthates // Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. Ser. A. 1977. Vol. 24. N 1. P. 45—70. — *Hunt W. F., Loomis R. S.* Respiration modelling and hypothesis testing with a dynamic model of sugar beet growth // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. N 1. P. 5—17. — *Johnson I. R.* Nitrate uptake and respiration in roots and shoots: a model // Physiol. Plant. 1983. Vol. 58. N 2. P. 145—147. — *Jones M. B., Leafe E. L., Stiles W., Collett B.* Pattern of respiration of a perennial ryegrass crop in the field // Ann. Bot. 1978. Vol. 42. N 179. P. 693—703. — *Irwing D. E., Silsbury J. H.* A comparison of the rate of maintenance respiration in some crop legumes and tobacco determined by three methods // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. N 3. P. 257—264. — *Kimura M., Yokoi Y., Hogetsu K.* Quantitative relationships between growth and respiration. II. Evaluation of constructive and maintenance respiration in growing *Helianthus tuberosus* leaves // Bot. Mag. (Tokyo). 1978. Vol. 91. N 1. P. 43—56. — *Lambers H., Noord R., Posthumus F.* Respiration of *Senecio* shoots: inhibition during photosynthesis, resistance to cyanide and relation to growth and maintenance // Physiol. Plant. 1979. Vol. 45. Fasc. 4. P. 351—356. — *Lambers H., Szaniawski R. K., de Visser R.* Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance // Physiol. Plant. 1983. Vol. 58. N 4. P. 556—563. — *McCree K. J.* An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions // Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, 1970. P. 221—229. — *McCree K. J.* Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature // Crop Sci. 1974. Vol. 14. N 4. P. 509—514. — *Moldau H., Karolin A.* Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis // Photosynthetica. 1977. Vol. 11. N 1. P. 38—47. — *Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., van Laar H. H.* Products, requirements and efficiency of biosynthetic processes: a quantitative approach // J. Theor. Biol. 1974. Vol. 45. N 2. P. 339—377. — *Penning de Vries F. W. T., van Laar H. H.* Substrate utilization in germinating seeds // Environmental effects on crop physiology. London; N. Y.: Acad. Press, 1977. P. 217—228. — *Rajan A. K., Blackman G. E.* The interacting effects of light and day and night temperature on the growth of four species in the vegetative phase // Ann. Bot. 1975. Vol. 39. N 162. P. 733—743. — *Raven J. A.* The quantitative role of «dark» respiratory processes in heterotrophic and photolithotrophic plant growth // Ann. Bot. 1976. Vol. 40. N 167. P. 587—602. — *Szaniawski R. K., Kielkiewicz M.* Maintenance and growth respiration in shoots and roots of sunflower plants grown at different root temperatures // Physiol. Plant. 1982. Vol. 54. N 4. P. 500—504. — *Thornley J. H. M.* Respiration, growth and maintenance in plants // Nature. 1970. Vol. 227. N 5255. P. 304—305. — *Yamaguchi J.* Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity // J. Fac. Agr. Hokkaido: Univ., 1978. Vol. 59. N 1. P. 59—129.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 II 1991

SUMMARY

The perennial herbaceous *Cardamine pratensis* has been cultivated on a plot under the conditions close to the natural ones. The rates of respiration and the dry mass increment have been investigated. The respiration coefficients have been calculated using the rectilinear regression equation. $r_{\Sigma} = a\mu + m$, where r_{Σ} — are the specific respiration expenditures (SRE), expressed in mg of CH_2O/1g of dry mass per day; μ — the relative growth rate (RGR), mg/1g of dry mass per day; a and m, the coefficients of respiration used for growth and maintenance respectively. It is shown that the choice of temperature for the SRE calculation affects the values of the respiration coefficient. In order to subdivide respiration into its constituent parts in plants growing under natural conditions one should compare the real values of SRE, which take in account the actual seasonal temperature fluctuations. The study of the interrelations between respiration and growth should be made in connection with developmental phase of the plant.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.47 : 581.48 (582.635)

Т. И. Кравцова

ФОРМИРОВАНИЕ ПОКРОВОВ ПЛОДА И СЕМЕНИ У *URTICA DIOICA* И *URTICA CANNABINA* (*URTICACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA. DEVELOPMENT OF FRUIT AND SEED ENVELOPES IN *URTICA DIOICA* AND *URTICA CANNABINA* (*URTICACEAE*)

У *Urtica dioica* и *U. cannabina* исследован гистогенез семенной кожуры, перикарпия и дополнительного покрова плода, образованного околоцветником, описано строение зрелых покровов плода и семени. Начало образования структур семенной кожуры и перикарпия отмечается на разных стадиях развития семени: у *U. cannabina* в связи с бóльшими размерами и более длительным ростом семени и плода — позже, чем у *U. dioica*. Рост околоцветника и его дифференциация завершаются на последних этапах созревания и высыхания плода, когда другие покровы плода и семени уже сформированы. В тесте развивающегося семени обоих видов выявлена рыхлая ткань — тестальная аэренхима, а на поверхности зрелой семенной кожуры — отверстия (перфорации). Морфология семенной кожуры имеет видовые особенности, выражающиеся в основном в форме и размерах перфораций. По-видимому, скорость дифференциации тестальной аэренхимы и семенной кожуры в целом отражается на структуре зрелой семенной кожуры, и прежде всего на величине перфораций. В наружной эпидерме перикарпия обнаружено два типа клеток — слизевые и не содержащие слизи, последние с утолщениями на радиальных стенках, а у *U. cannabina* — с пигментом (флобафенами) в полости. Различное распределение пигмента в покровах плода и семени и различный химический состав клеточных оболочек в ослизняющемся слое свидетельствуют о разных механизмах абсорбции воды у изученных видов. Обсуждается возможная роль дополнительного покрова плода в процессах диссеминации и прорастания.

Плоды представителей рода *Urtica* L. снабжены сохраняющимся и разросшимся околоцветником, что в значительной степени определяет своеобразие экологии их распространения, а именно разнообразие способов диссеминации. Для крапив известны барохория (этот способ вообще характерен для ослизняющихся плодов; Левина, 1987), у *U. dioica* L. опадение плодов происходит, согласно наблюдениям I. Bassett с соавт. (1977), и в зимнее время под тяжестью снега и льда; эндозоохория (плоды *U. dioica* и *U. urens* L. найдены в желудках и помете коров, оленей и птиц; Ridley, 1930; Müller-Schneider, 1977); анемохория и, как предполагает H. Ridley, гидрохория (*U. dioica*; Ridley, 1930); мирмекохория (*U. membranaceae* Poir.; Ridley, 1930). Ridley отмечает также эпизоохорию, возникшую благодаря твердым цепляющимся волоскам, покрывающим поверхность антокарпия (*U. dioica, U. cannabina* L.). Преимущества слизевого экзокарпия в сочетании с вторичным покровом для диссеминации и прорастания крапив не вполне ясны и в литературе не обсуждались.

Собственно плоды крапив называют по-разному: орешки, семянки и даже зерновки (Harz, 1885). З. Т. Артюшенко и И. Н. Коновалов (1951) на основании изучения анатомии околоплодника относят плод *U. dioica* к сухим костянкам. Дополнительный (вторичный) покров плода и сами плоды подробно описаны у 7 сорных видов рода *Urtica*, в том числе у *U. dioica* и *U. cannabina* в работе Н. Н. Кадена и С. А. Смирновой (1969). Морфологические признаки плода широко использованы в систематике рода (Chrtek, 1979a, b; Гельтман, 1983; и др.) и для видовой диагностики (Каден, Смирнова, 1969). При этом отмечалось,

что поверхность плодов очень вариабельна в пределах одного растения, поэтому данный признак не всегда может быть использован для систематики крапив. По определению Кадена и Смирновой (1969), поверхность плода у изучаемых нами видов варьирует от мелкобугорчатой до мелко- или точечно-ямчатой. Д. В. Гельтман (1983) наблюдал еще большее разнообразие ультраскульптуры, которая у *U. dioica* может быть ячеистой, сглаженной (неячеистой), сглаженно-ямчатой, мелкобугорчатой, более или менее гладкой.

Анатомия плода в роде *Urtica* изучена довольно слабо. Для *U. dioica*, *U. cannabina* и некоторых других видов описан общий план строения плода и семени (Harz, 1885; Lubbock, 1892; Modilewsky; 1908; и др.). I. Modilewsky (1908) исследовал строение семязачатка и развитие семени, выяснил особенности строения гипостазы и халазы. Структура перикарпия известна только у *U. dioica* и *U. urens* (Kraus, 1866—1867; цит. по: Harz, 1885; Артюшенко, Коновалов, 1951), однако приводятся довольно неполные сведения. I. Roth (1977) указывала на особенность кристаллоносного слоя в перикарпии представителей рода *Urtica*: слой содержит не отдельные кристаллы, а друзы оксалата кальция.

Данные о семенной кожуре очень скудные. Она описана как пленчатая, коричневая, состоящая из 2 или нескольких рядов сильно сжатых клеток (Harz, 1885), или как неясные интегументальные остатки (Modilewsky, 1908; Netolitzky, 1926). Формирование покровов плода и семени в роде *Urtica* не изучено.

Цель настоящей работы — сравнительное изучение у 2 видов крапив гистогенеза семенной кожуры и покровов плода, а также уточнение их строения, которое у этих важных в практическом отношении растений исследовано далеко не полностью.

Материал и методика

Цветки, развивающиеся и зрелые плоды *Urtica dioica* были собраны в окр. г. Ленинграда (ныне Санкт-Петербург) летом—осенью 1990 г. Материал по *U. cannabina* фиксировали в г. Пятигорске в 1989 г. на участках опорного пункта БИН. Были изучены также образцы зрелых плодов, любезно предоставленные Гельтманом. *U. dioica*: Украина, окр. г. Канева, Каневский заповедник, 18 VIII 1980, Д. В. Гельтман; *U. cannabina*: Дальний Восток, окр. с. Гродекова, 18 VIII 1930, № 469, Н. Д. Мамонтова; Дальний Восток, окр. г. Благовещенска, VII—VIII 1903, № 4, Ф. Каро; Семиреченская обл., Джунгарский Алатау, Лепсинский уезд, 16 VII 1905, В. И. Липский.

Фиксировали в ФАА, постоянные препараты получали по обычной методике микротомных парафиновых срезов, окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем «Ж» (Навашин, 1936). Были применены и другие методики окраски: флороглюцином с соляной кислотой, алциановым синим в 3 %-й уксусной кислоте, суданом-III. Срезы зрелых плодов и семян изготовляли также посредством замораживающего микротома; предварительно их размачивали в смеси глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1). Кроме того, пленчатые семенная кожура и экзокарпий были отделены от семени и плода тонкими иглами и изучены с помощью светового микроскопа.

Поверхность перикарпия и семенной кожуры исследовали с помощью СЭМ JSM-35. Нужно отметить, что пленчатая семенная кожура практически не отделяется от перикарпия, наблюдению были доступны лишь небольшие ее участки, что, возможно, уменьшает достоверность полученных данных.

Результаты исследования

Наблюдение развития антокарпия у обоих изученных видов показало, что разрастание околоцветника начинается после оплодотворения и происходит одновременно с ростом плода (рис. 1, *1*, *2*). При этом более интенсивно растут его внутренние листочки, постепенно они достигают длины плода, затем становятся длиннее его. Наружные листочки околоцветника *U. dioica* почти не изменяются, а у *U. cannabina* срастаются в основании с внутренними и тоже разрастаются. Цветки у обоих видов мелкие, сходной величины (около 1.0—1.3 мм дл.). Однако зрелые антокарпии и плоды значительно различаются по размерам: у *U. dioica* антокарпии 2.0—2.3 мм дл., 1.5—1.8 мм шир., плоды 1.0—1.3 мм дл., 0.6—0.8 мм шир.; у *U. cannabina* антокарпии 3.0—3.8 мм дл., 2.0—2.5 мм шир., плоды 2.0—2.4 мм дл., 1.4—1.7 мм шир. Околоцветник обоих видов покрыт простыми волосками, ко времени созревания плода *U. cannabina* над выступающими срединными жилками листочков формируются еще жгучие волоски до 1.6 мм дл.

Гистогенез семенной кожуры, перикарпия и покрова, сформированного околоцветником, мы описываем по стадиям, в основном соответствующим тем, которые предлагается рассматривать при изучении развития семени у цветковых растений (Nikiticheva, 1992).

1) Зрелый семязачаток (рис. 2; табл. I). Как показано еще Modilewsky (1908), семязачаток (рис. 2, *1*; табл. I, *1a*) ортотропный, крассинуцеллятный, по высоте почти равен полости завязи, с двумя интегументами; проводящий

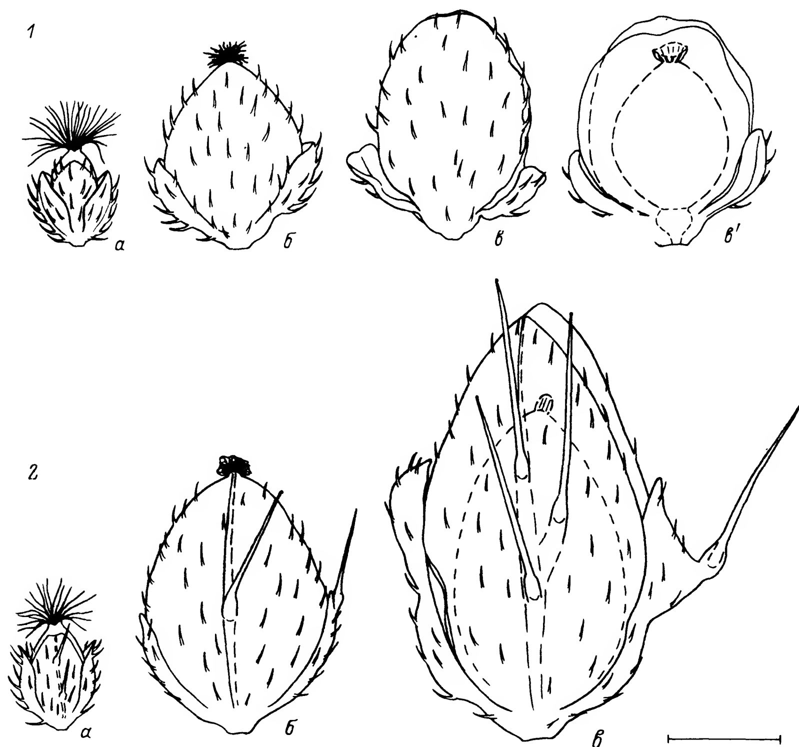


Рис. 1. Развитие антокарпия *Urtica dioica* (*1*) и *U. cannabina* (*2*).

а — цветок, *б* — развивающийся плод, *в* — зрелый плод — антокарпий, *в'* — проекция ореховидного плода. Масштабная линейка — 1 мм.

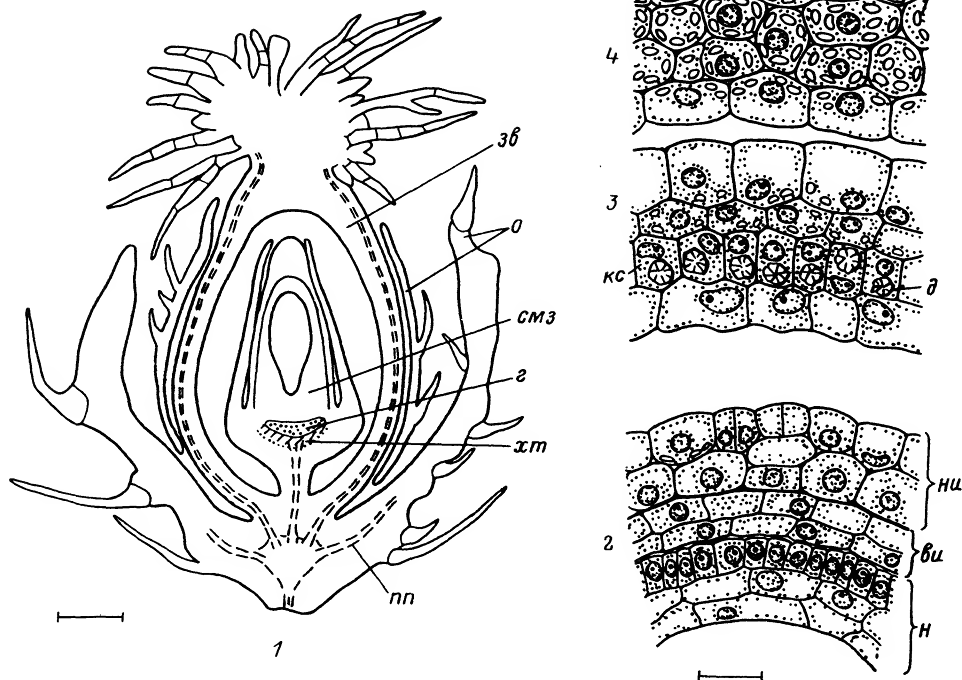


Рис. 2. Строение цветка (*1*), интегументов (*2*), завязи (*3*) и околоцветника (*4*) *Urtica dioica* (показаны продольный срез цветка и фрагменты поперечных срезов).

ви — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *д* — друза, *зв* — завязь, *кс* — кристаллоносный слой, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *о* — околоцветник, *пп* — проводящий пучок, *смз* — семязачаток, *хл* — хлоропласты, *хт* — халазальная ткань из клеток, богатых цитоплазмой. Масштабная линейка: *1* — 100; *2*—*4* — 10 мкм.

пучок заканчивается в халазальной части семязачатка, где имеется гипостаза из клеток с утолщенными и лигнифицированными оболочками, ниже находится богатая цитоплазмой халазальная ткань. Завязь образована двумя сросшимися плодолистиками, каждый с дорсальным проводящим пучком. В основании цветка, на уровне отхождения листочков околоцветника, проводящие пучки всех элементов цветка анастомозируют.

Наружный интегумент состоит из 2, в основании — из 3 слоев клеток; внутренний интегумент 2-слойный, образован в отличие от наружного уплощенными и более тесно сомкнутыми клетками (рис. 2, *2*; табл. I, *1б*); в наружной эпидерме наружного интегумента наблюдаются антиклинальные деления, в этих клетках можно видеть мелкие пластиды, видимо, хлоропласты. Наружный слой нуцеллуса выделяется мелкими столбчатыми клетками с густой цитоплазмой и крупными ядрами.

Стенка завязи 4-слойная (рис. 2, *3*), все слои с четкими морфологическими отличиями: эпидермальные слои (особенно наружный) выделяются более крупными клетками, внутренняя эпидерма, кроме того, — крупными ядрами и извилистыми очертаниями клеток; внутренний субэпидермальный слой состоит из радиально удлиненных клеток, каждая из которых содержит друзу оксалата кальция; в клетках 2 верхних слоев имеется небольшое количество мелких хлоропластов.

Листочки околоцветника (рис. 2, *4*) состоят из 4 слоев клеток. Эпидермальные слои отличаются от средних бо́льшими размерами клеток, большей их ва-

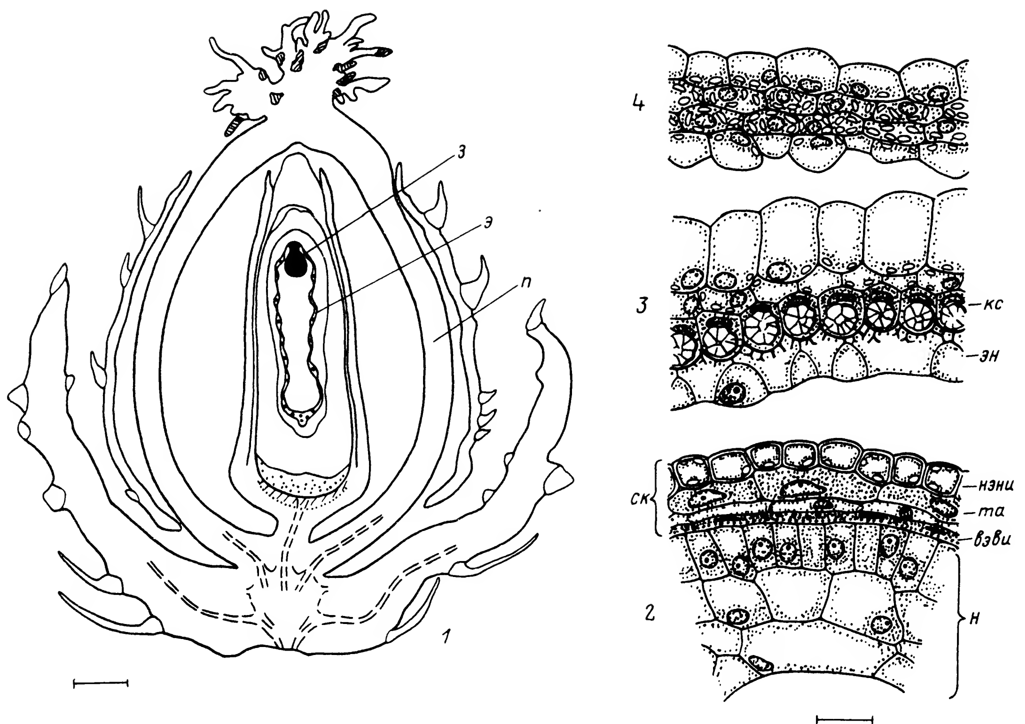


Рис. 3. Развивающийся антокарпий (*1*), семенная кожура (*2*), перикарпий (*3*) и околоцветник (*4*) *Urtica dioica* на стадии раннего глобулярного зародыша (проводящие пучки в плоде полностью не показаны).

вэви — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *з* — зародыш, *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *п* — перикарпий, *ск* — семенная кожура, *та* — тестальная аэренхима, *э* — эндосперм, *эн* — эндокарпий; остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка: *1* — 100; *2—4* — 10 мкм.

куолизацией и меньшим числом хлоропластов, верхняя эпидерма несет простые волоски и устьица.

2) Ранний глобулярный зародыш (рис. 3; табл. I). Развивающийся антокарпий увеличился примерно в 1.5 раза по сравнению с цветком, семя и плод — в 2 раза (рис. 3, *1*; табл. I, *2а*). Плод яйцевидный, с боков уплощенный, семя цилиндрическое; эндосперм в это время ядерный, с халазальным гаусторием.

В семенной кожуре (рис. 3, *2*; табл. I, *2б*) дериваты внутреннего интегумента представлены 2 тонкими слоями сильно уплощенных клеток; внутренний слой содержит танины, ядра и границы клеток в нем неразличимы. Наружная эпидерма наружного интегумента состоит из таблитчатых на поперечном срезе и вытянутых вдоль семени, сильно вакуолизированных клеток с утолщенными оболочками, содержащих пластиды и танины; клетки внутренних слоев тесты вытянуты поперек семени, рыхло расположены (в основании семени — одна над другой в 2 слоях). Позже, на стадии глобулярного зародыша (табл. I, *3а*), можно видеть, что в тесте сформировалась своеобразная рыхлая ткань — тестальная аэренхима, состоящая из поперечных рядов толщиной в 1 или 2 сближенные клетки, кольцеобразно опоясывающих семя и разделенных крупными межклетниками (табл. I, *3б, 3в*).

Клетки всех слоев в перикарпии (рис. 3, *3*), особенно клетки наружной эпидермы, более крупные, чем в завязи; друзы в кристаллоносном слое увеличились в размерах, занимают бóльшую часть клетки; плоское бобовидное

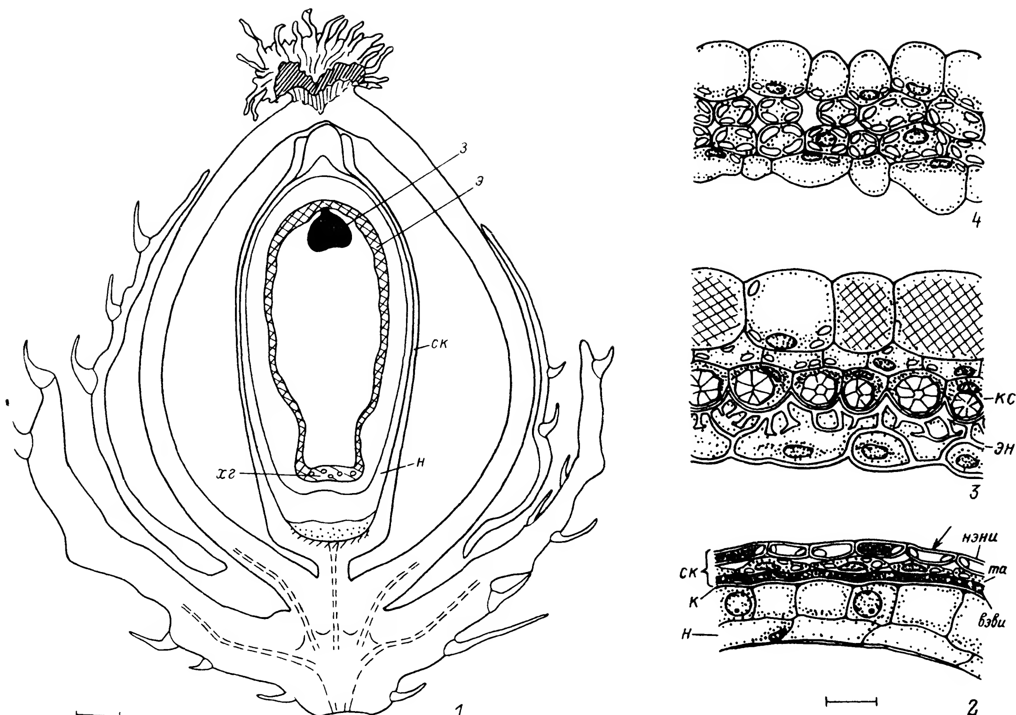


Рис. 4. Развивающийся антокарпий (*1*), семенная кожура (*2*), перикарпий (*3*) и околоцветник (*4*) *Urtica dioica* на стадии начала органогенеза в зародыше.

к — кутикула, *хг* — халазальный гаусторий, слизь в перикарпии показана двойной штриховкой. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2, 3. Масштабная линейка: *1* — 100; *2*—*4* — 10 мкм.

ядро и густая цитоплазма оттеснены к наружной клеточной стенке; внутренняя тангенциальная стенка этих клеток слегка утолщена, в эндокарпии также начинается утолщение клеточных оболочек, при этом выросты оболочки вдаются в верхнюю часть клетки, создавая сеть мелких ячей.

Анатомическое строение околоцветника (рис. 3, *4*) мало изменилось по сравнению с цветком. Клетки немного более вытянуты в тангенциальном направлении, в эпидермальных слоях они неравной величины, с выпуклой наружной стенкой; у клеток наружной эпидермы эта стенка слегка утолщена.

3) Начало органогенеза в зародыше (рис. 4). Антокарпий (рис. 4, *1*) увеличился в 2 раза по сравнению с цветком, плод достигает окончательного размера. Начинается рост семени в дорсивентральном направлении, в сечении семя овальное, боковые поверхности контактируют с перикарпием. Эндосперм на этой стадии становится клеточным (за исключением халазального гаустория), число слоев нуцеллуса в верхней половине семени уменьшается до 1—2.

В нижней части семени строение семенной кожуры подобно тому, что мы наблюдали на предыдущей стадии, выше — семенная кожура состоит лишь из 3 слоев клеток (рис. 4, *2*), наружный слой внутреннего интегумента облитерирован, другие слои, в том числе тестальная аэренхима, уплощены. В клетках наружной эпидермы и субэпидермального слоя тесты содержатся пластиды, в эпидерме они расположены в основном вдоль радиальных стенок; танины имеются лишь в отдельных эпидермальных клетках. Некоторые клетки эпидермы приобретают плоско-выпуклую форму (показаны на рис. 4, *2* стрелкой),

их радиальные стенки становятся узкими. Позднее, когда все клетки эпидермы имеют плоско-выпуклую форму на поперечном срезе (зародыш находится на стадии «торпеды»), можно видеть, что узкие концы смежных клеток приподняты; по-видимому, в это время на поверхности радиальной стенки образуются бугорки, сходные с описанными T. Takaso и H. Tobe (1990) у развивающихся семян видов рода *Celtis*. Затем по мере поднятия центральной части эпидермальной клетки на месте бугорков возникают отверстия (перфорации), а клетки приобретают эллиптическую форму на поперечном срезе. Перфорации хорошо заметны в развивающемся семени крапивы двудомной, зародыш которого достигает примерно половины своей окончательной величины.

В перикарпии на рассматриваемой стадии клетки всех слоев достигают почти окончательной своей величины (рис. 4, *3*). Клетки эндокарпия имеют утолщенные и лигнифицированные оболочки. Лигнификация, начало которой отмечено на стадии глобулярного зародыша только в верхней части плода, в это время наблюдается по всему эндокарпию, однако сильнее выражена на верхушке плода; внутренние тангенциальные стенки клеток кристаллоносного слоя также утолщены и лигнифицированы. Начиная с верхней части плода в большинстве клеток наружной эпидермы перикарпия накапливается слизь (вещества пектиновой природы).

В околоцветнике (рис. 4, *4*) клетки внутренних слоев расположены рыхло, их полость целиком заполнена крупными хлоропластами. Клетки наружной эпидермы крупные (особенно примыкающие к волоскам), с выпуклыми наружными стенками.

4) Зародыш достигает 3/4 своего окончательного размера (рис. 5). Семя занимает почти весь объем плода (рис. 5, *1*). В семенной кожуре, примыкающей к перикарпию (рис. 5, *2*), хорошо заметны дериваты лишь на-

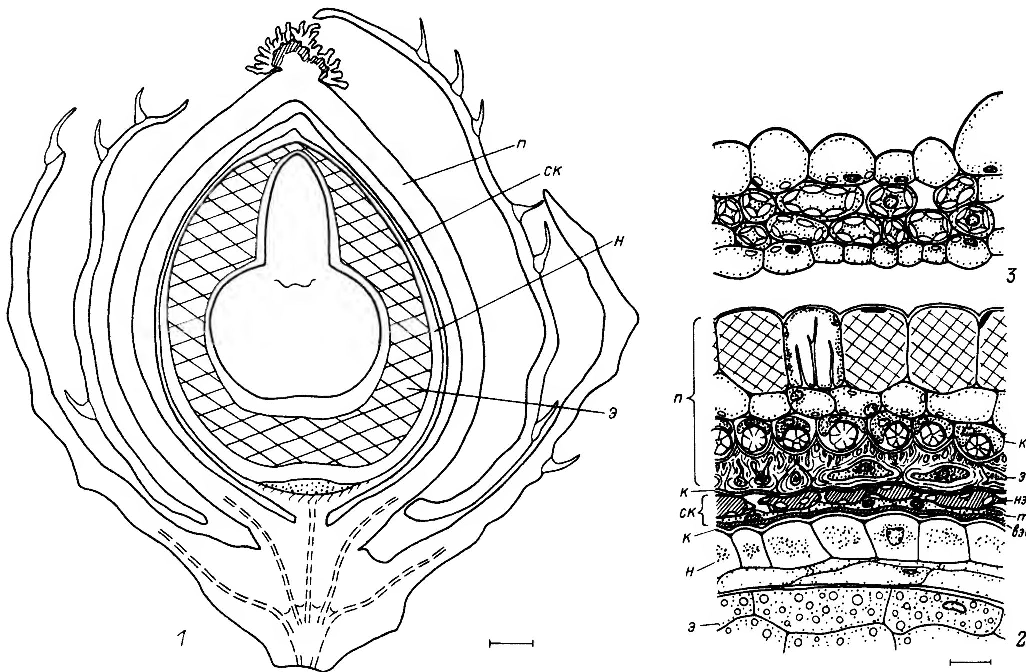


Рис. 5. Развивающийся антокарпий (*1*), семенная кожура и перикарпий (*2*), околоцветник (*3*) *Urtica dioica* во время, когда зародыш достигает 3/4 окончательной величины.

Штриховкой в семенной кожуре показаны танины. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—4. Масштабная линейка: *1* — 100; *2*, *3* — 10 мкм.

ружного интегумента: клетки экзотесты довольно крупные, рыхло расположены, на срезе овальные, с заостренными узкими радиальными стенками, очень маленькой поверхностью которых они соприкасаются друг с другом, содержат пластиды и флобафены, причем пигмент сосредоточен в центральной части полости клеток. Участки радиальных стенок сильно окрашиваются алциановым синим и, вероятно, состоят в основном из пектиновых веществ. Тестальная аэренхима уплощена, внутренний слой внутреннего интегумента очень тонкий, едва различим. На поверхности семенной кожуры видны многочисленные округлые перфорации. Нуцеллус состоит из 1 слоя клеток, отделен от семенной кожуры довольно толстой кутикулой.

Клетки эндокарпия с сильно утолщенными лигнифицированными оболочками и щелевидной полостью, с внутренней стороны покрыты кутикулой. Бóльшая часть клеток наружной эпидермы перикарпия заполнена слизью, ядро выглядит как плоская бляшка и находится возле утолщенной наружной тангенциальной стенки; в отдельных клетках, не заполненных слизью, заметно утолщение радиальных стенок в виде тонких вертикальных тяжей. Оболочки наружного субэпидермального слоя также утолщены.

В околоцветнике (рис. 5, *3*) клетки всех слоев укрупняются, клеточные оболочки утолщаются. Окончание роста околоцветника и заметная дифференциация, ведущая к превращению его в покров зрелого плода, наблюдаются на последних этапах созревания и высыхания плода (рис. 6), когда другие покровы плода и семени сформированы. При этом еще больше утолщаются оболочки всех клеток, в наружной эпидерме и внутренних слоях накапливаются танины, при высыхании происходит уплощение всех слоев.

5) Зрелый плод (рис. 7). Семя занимает весь объем плода (рис. 7, *1*), семенная кожура плотно прилегает к перикарпию и свободна только на микропилярном конце семени; остаток нуцеллуса на большей части семени представлен тонкой пленкой, отделен от семенной кожуры кутикулой; в микропилярной области сохраняется 2-слойная нуцеллярная крышечка, состоящая из клеток с утолщенными тангенциальными оболочками, сверху она покрыта темно-коричневым колпачком — остатком интегументальной ткани. В основании семени видны окрашенные пигментом (флобафенами) гипостаза и остаток халазальной ткани, образованный уплощенными клетками.

Семенная кожура пленчатая, коричневая, 3.5—5.0 мкм толщ., состоит из 3 сильно уплощенных и плохо различимых слоев (рис. 7, *2*): 1) наружной эпидермы наружного интегумента (экзотесты), образованной плоскими, окрашенными фло-

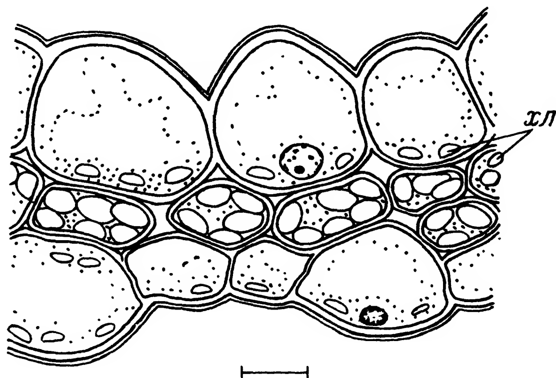


Рис. 6. Строение околоцветника на последних этапах созревания плода *Urtica dioica*.
хл — хлоропласты. Масштабная линейка — 10 мкм.

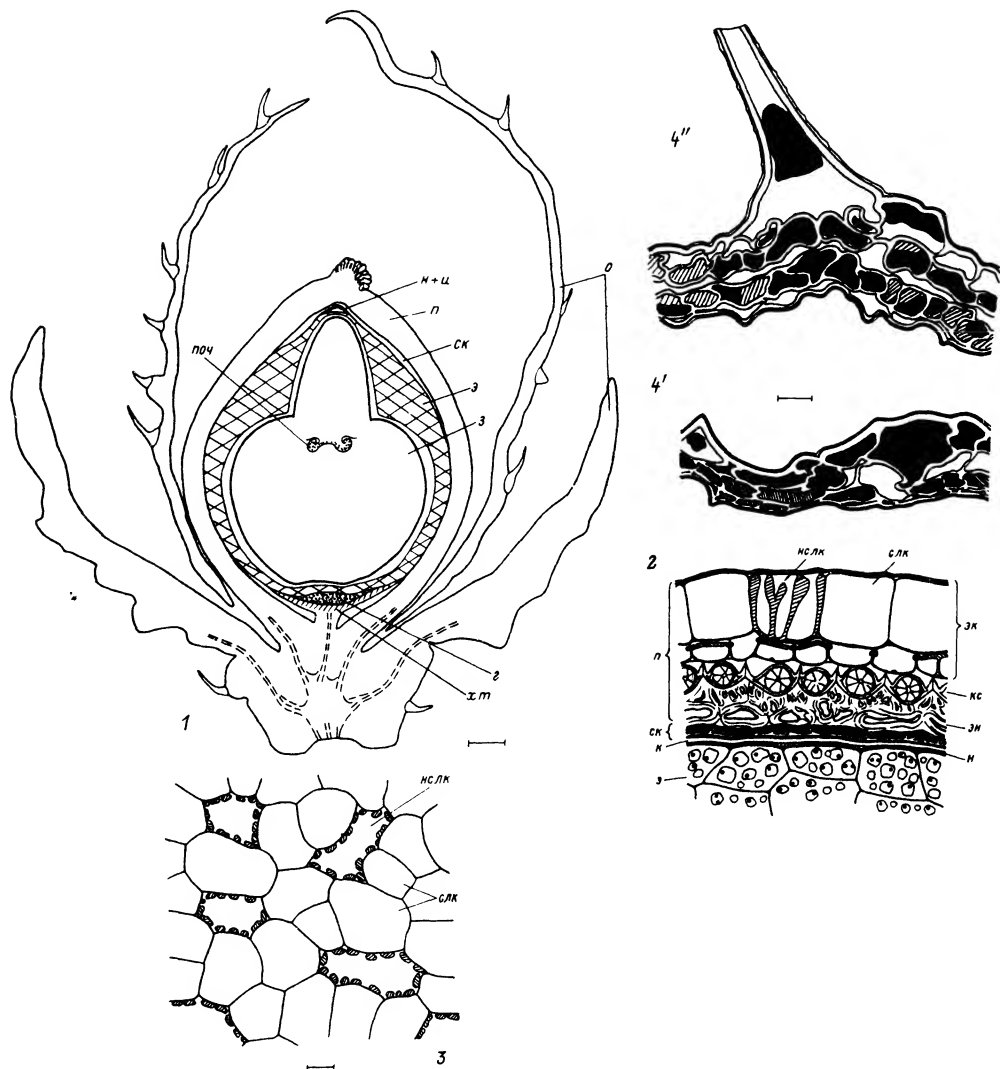


Рис. 7. Зрелый антокарпий (*1*), покровы плода и семени (*2—4'*, *4''*) *Urtica dioica*.

2 — семенная кожура и перикарпий на поперечном срезе плода; рисунок сделан с постоянного препарата; на срезах размягченных плодов, изготовленных на замораживающем микротоме, значительно утолщены клеточные оболочки в наружном субэпидермальном слое перикарпия и в эндосперме; *3* — вид перикарпия сверху; *4'*, *4''* — поперечные срезы покрова, образованного околоцветником; рисунок сделан с временного препарата, изготовленного на замораживающем микротоме после размачивания материала; *н + и* — остатки нуцеллярной и интегументальной тканей, *нслк* — неслизевые клетки, *поч* — почечка, *слк* — слизевые клетки, *эк* — экзокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—4; флобафены окрашены черным. Масштабная линейка: *1* — 0.1 мм; *2—4* — 10 мкм.

бафенами и содержащими пластиды клетками, между которыми имеются перфорации (табл. II, *1*, *2*); 2) остатков тестальной аэренхимы, видимых сквозь перфорации как узкие, окрашенные хлорофиллом клетки [показаны стрелкой на фотографии поверхности семени, полученной с помощью СЭМ (табл. II, *1*), и фотографии отпрепарированной семенной кожуры (табл. II, *2*)]; 3) внутренней эпидермы внутреннего интегумента (эндотегмена) — тонкого коричневого гомогенного слоя, не сохраняющего клеточную структуру. Поверхность семенной кожуры, видимая с помощью СЭМ, представляет собой бесструктурную пленку,

местами с ячеистой скульптурой: видны очертания узких, удлиненных вдоль семени клеток экзотесты, 55—80 мкм дл. и 10—20 мкм шир., содержащих пластиды; перфорации от мелких щелевидных до крупных линейных и ланцетных, 52 мкм дл. и 30 мкм шир.

Перикарпий зрелого плода 45—60 мкм толщ., 4-слойный (рис. 7, *2*), состоит из склерифицированного эндокарпия, примыкающего кристаллоносного слоя и 2-слойного экзокарпия. Тонкая и нелигнифицированная наружная тангенциальная стенка в клетках кристаллоносного слоя вогнута внутрь клетки и «обтягивает» друзу; так между этим и вышележащим слоем образуются крупные межклетники; в этом месте перикарпий легко расслаивается на 2-слойный экзокарпий со слизевым эпидермальным слоем и твердый внутренний слой (косточку; по: Артюшенко, Коновалов, 1951). Поверхность последнего сотоподобная (табл. II, *3*), образована изодиаметрическими полигональными кристаллоносными клетками с утолщенными радиальными стенками. Бóльшая часть клеток наружной эпидермы перикарпия — слизевые, среди них равномерно расположены клетки, не содержащие слизи, они неправильной амебоидной формы, с вогнутыми боковыми стенками, на которых имеются целлюлозно-пектиновые утолщения в виде ветвящихся и неветвящихся тяжей (рис. 7, *2*, *3*); в клетках субэпидермального слоя на боковых стенках также имеются утолщения в виде кольцевого тяжа, идущего по периметру клетки вдоль верхнего ее края, реже встречаются тяжи утолщений на внутренних тангенциальных стенках и вертикальные тяжи — на боковых стенках этих клеток.

При попадании плодов в воду происходит набухание слизи в наружной эпидерме перикарпия; у большинства плодов это не сопровождается разрушением клеточно структуры слизевого слоя, однако у некоторых плодов довольно быстро (через 10 мин после намачивания) наружные стенки всех эпидермальных клеток вместе с кутикулой отделяются в виде тонкой пленки и слизь выделяется наружу. При этом экзокарпий сближается с кристаллоносным слоем и после выхода слизи от него не отделяется.

Изучение плода с помощью СЭМ показало, как и предыдущие исследования других авторов, что ультраскульптура поверхности перикарпия *U. dioica* значительно варьирует в пределах одного растения. У основной массы плодов, имеющих слабоглянцевую точечно-ямчатую поверхность, ультраскульптура поверхности перикарпия в основном сглаженно-ячеистая, местами сетчато-слабовыпуклая, с разбросанными в правильном порядке ямками; границы последних утолщены и имеют неправильные очертания (табл. II, *5*). Ячеи изодиаметрические или слегка вытянутые вдоль или поперек плода, 20—35 мкм дл., они соответствуют слизевым клеткам наружной эпидермы перикарпия, а ямки — клеткам, не содержащим слизи. У некоторых плодов ультраскульптура поверхности сетчато-слабовыпуклая, с почти отсутствующими ямками (табл. II, *6*), у других — сетчатая, покрытая, очевидно, застывшей слизью (табл. II, *7*). У немногих имеющихся на растении матовых плодов с мелкобугорчатой поверхностью ультраскульптура иного типа — сетчатая (табл. II, *8*), ячеи соответствуют клеткам субэпидермального слоя, а выступающие бугорки — неслизевым эпидермальным клеткам с утолщениями на боковых стенках. По-видимому, различия в ультраскульптуре поверхности перикарпия связаны с разным содержанием слизи в наружной эпидерме; кроме того, часть собранных плодов, видимо, подверглась воздействию осадков, и мы наблюдаем их поверхность после выхода слизи (табл. II, *7*).

Покров плода, образованный околоцветником (рис. 7, *4'*, *4''*), состоит из 3—4 слоев уплощенных клеток с утолщенными оболочками; волоски, а также клетки наружной эпидермы и внутренних слоев содержат в полости флобафены, их распределение и количество различны в разных плодах (рис. 7, *4'*, *4''*) и на разных участках одного антокарпия; кроме того, остатки цитоплазмы в клетках внутренних слоев покрова окрашены хлорофиллом. Этот покров плода у *U. dioica* может быть либо бурым, либо зеленым в зависимости от соотношения

пигментов. Сравнительно крупные основания волосков заполнены воздухом (рис. 7, *4''*; табл. II, *4*). На поверхности антокарпия заметны также устьица. По-видимому, эти структуры участвуют в поглощении воды при намокании плода. Известно, что мертвые волоски могут абсорбировать воду (иногда очень быстро), а в семенах и плодах — участвовать в процессе абсорбции воды при диссеминации (Uphof, 1962).

При изучении развития плода *U. cannabina* установлено, что имеются некоторые его отличия от *U. dioica*, касающиеся строения семязачатка, зрелых покровов плода и семени, а также темпов их дифференциации.

В семязачатке *U. cannabina* нуцеллярный колпачок более крупный, а наружный интегумент короче, чем у *U. dioica*, интегументы более сомкнутые, внутренний интегумент состоит из менее уплощенных клеток (табл. III, *1*). В покровах плода и семени дольше наблюдаются деление и рост клеток, позднее начинается дифференциация, что соответствует бóльшим размерам плода и семени у этого вида. Рыхлая структура тесты появляется в основании семени лишь во время начала органогенеза в зародыше и характерна только для почти зрелого семени (табл. III, *2—4*). Отчетливые перфорации на поверхности незрелой семенной кожуры не обнаружены. Лигнификация эндокарпия начинается также позднее по сравнению с *U. dioica*, когда зародыш достигает половины своей окончательной величины.

Структура зрелых покровов плода и семени у изученных видов сходна. Однако семенная кожура *U. cannabina* (рис. 8, *1*) зеленая, 5—7 мкм толщ., лучше выражен менее рыхлый внутренний слой тесты (бывшая тестальная аэренхима), в клетках обоих слоев имеется большое количество пластид (по-видимому, хлоропластов). На поверхности семенной кожуры *U. cannabina* (табл. IV, *1*) в отличие от *U. dioica* почти не видны очертания клеток экзотесты, перфорации менее крупные (до 48 мкм дл. и 15 мкм шир.), в основном щелевидные. Клетки экзотесты (табл. IV, *2*) также мельче, 28—56 мкм дл. и 9—14 мкм шир.

Перикарпий *U. cannabina* (рис. 8, *1*) 53—63 мкм толщ., эндокарпий с менее утолщенными, чем у *U. dioica*, клеточными оболочками, его внутренняя поверхность волнистая; в области проводящих пучков эндокарпий 4—7-слойный, в разной степени лигнифицирован в разных плодах; в этом месте семенная кожура не примыкает к перикарпию, и в плоде образуются две продольные воздухоносные полости. Клетки наружного субэпидермального слоя перикарпия имеют утолщения на радиальных и редко — на внутренних тангенциальных стенках в виде анастомозирующих тяжей. В наружной эпидерме, помимо слизевых клеток, имеются расположенные по одной или группами менее крупные эпидермальные клетки с утолщенными оболочками (на радиальных стенках утолщения в виде тяжей; рис. 8, *2*), заполненные пигментом (флобафенами); на поверхности плода они выглядят как красно-коричневые крапинки. Ультраскульптура поверхности перикарпия, как и у *U. dioica*, варьирует: она может быть сглаженно-ячеистой, с ямками неправильных очертаний в местах клеток, содержащих пигмент (табл. IV, *3*), или почти бесструктурной, шероховатой, с возвышающимися в виде бугорков пигментсодержащими клетками (табл. IV, *4*).

Покров, образованный околоцветником (рис. 8, *3*), по структуре такой же, как и у *U. dioica*, однако в клетках наружной эпидермы отсутствуют флобафены, в небольшом количестве они имеются лишь в простых волосках.

Обсуждение

Проведенное сравнительное изучение формирования покровов плода и семени у 2 видов крапив показало, что начало образования структур семенной кожуры и перикарпия отмечается у них на разных стадиях развития семени. У *U. dioica*

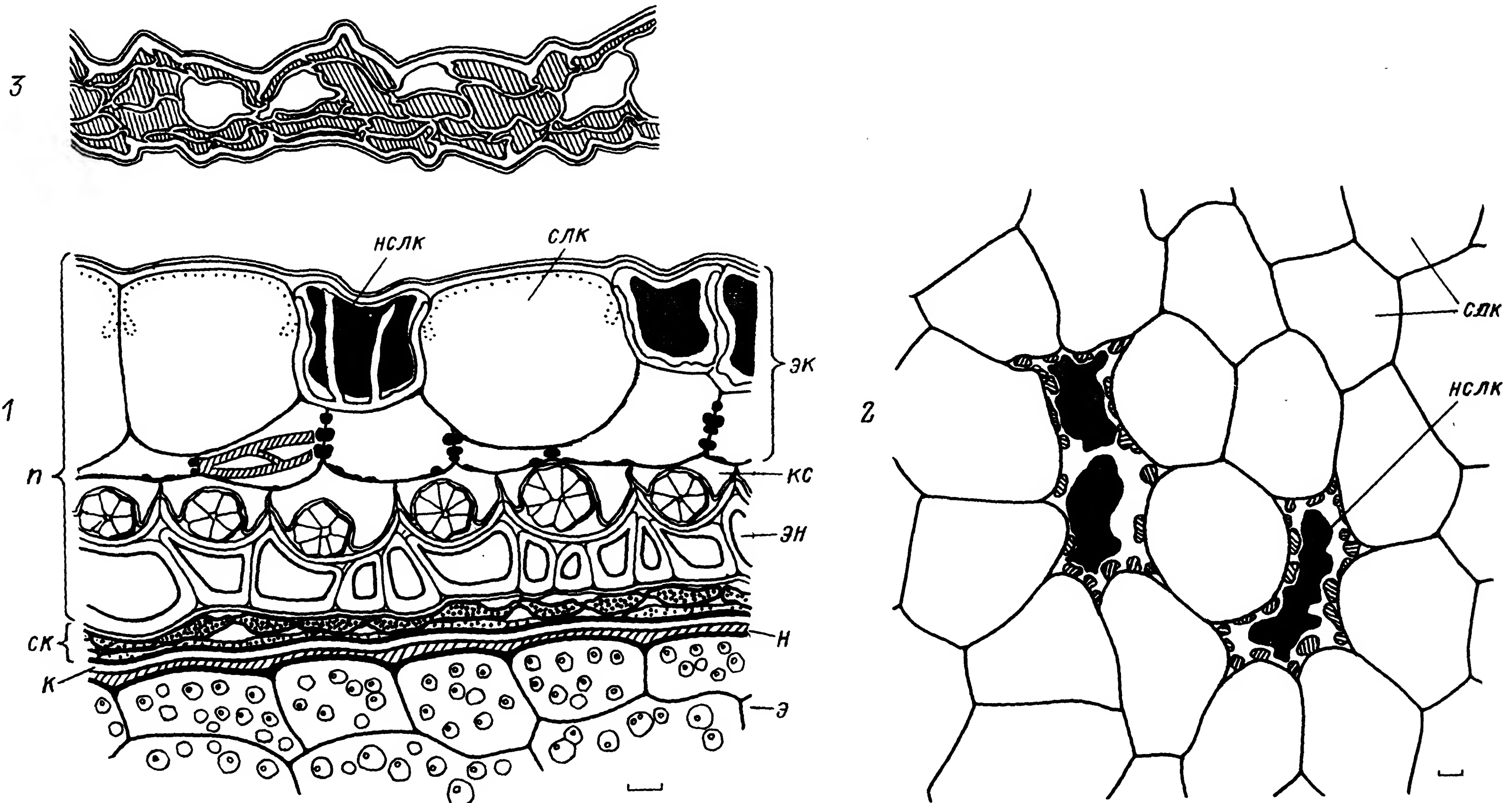


Рис. 8. Покровы плода и семени *Urtica cannabina*.

1 — поперечный срез семенной кожуры и перикарпия, *2* — вид перикарпия сверху, *3* — покров, образованный околоцветником. Обозначения те же, что и на рис. 2—4, 7. Масштабная линейка — 5 мкм.

важными являются стадии глобулярного зародыша и начала в нем органогенеза, когда происходят замедление и прекращение роста плода; в это время в семенной кожуре появляется рыхлая ткань типа аэренхимы, а в эндокарпии — утолщенные и лигнифицированные клеточные оболочки, в наружной эпидерме перикарпия — слизь. У *U. cannabina* в связи с бóльшими размерами и более длительным ростом плода и семени эти процессы происходят позднее, спустя некоторое время после начала формирования органов зародыша. Дифференциация дополнительного покрова плода наблюдается на последних этапах созревания и высыхания плода, когда другие покровы плода и семени сформированы.

Особенностью гистогенеза семенной кожуры видов крапив является наличие в тесте развивающегося семени рыхлой воздухоносной ткани, которую А. П. Меликян (личное сообщение) предложил называть тестальной аэренхимой. Как указывалось выше, время ее появления в семени различно у изученных видов. В морфологии семенной кожуры также наблюдаются видовые особенности, связанные в основном с величиной и формой перфораций. Нужно отметить, что аналогичные различия найдены у видов рода *Hemistylus* (Кравцова, 1992) и рода *Celtis* (Takaso, Tobe, 1990). Из настоящего исследования видно, что скорость дифференциации тестальной аэренхимы и семенной кожуры в целом отражается на структуре зрелой семенной кожуры, и прежде всего на величине перфораций: чем раньше происходит дифференциация тестальной аэренхимы в семенной кожуре, тем лучше выражены перфорации на ее поверхности. Связь этих структур позволяет предположить, что перфорации семенной кожуры принимают участие в газообмене.

По нашим предварительным данным, тестальная аэренхима формируется в развивающейся семенной кожуре также у представителей рода *Boehmeria*. Возможно, такой характер развития семенной кожуры является, как и перфорации на ее поверхности (Takaso, Tobe, 1990), особенностью порядка *Urticales*.

Механизм образования перфораций неясен. Их появление может быть связано с сильным разрастанием семени в дорсивентральном направлении при раннем окончании роста семенной кожуры и с неодинаковой скоростью накопления танинов в клетках экзотесты.

Развитие слизевых клеток в наружной эпидерме перикарпия крапив, очевидно, сходно с их формированием в листе покрытосеменных растений (Яковлева, 1990). Наличие в слизевом слое перикарпия клеток двух типов — слизевых и не содержащих слизи, с утолщениями на радиальных стенках в виде тяжей (целлюлозно-пектиновых — у *U. dioica* и целлюлозных — у *U. cannabina*), у *U. cannabina* заполненных пигментом, свидетельствует о сложном многоступенчатом процессе абсорбции воды, результатом которого является набухание слизи.

У изученных видов наблюдаются различное распределение гидрофильных веществ (флобафенов) в покровах плода и семени, различный химический состав утолщений клеточных оболочек в слизевом слое. Это свидетельствует о разных механизмах поглощения воды и, вероятно, о взаимозаменяемости структур, участвующих в этом процессе. Так, у *U. dioica* отсутствие флобафенов в наружной эпидерме перикарпия как бы компенсируется их наличием в покрове, образованном околоцветником, а также большим количеством пектиновых веществ в тяжах утолщений клеточной оболочки неслизевых эпидермальных клеток. Интересно отметить, что при попадании антокарпия в воду ореховидные плоды долго остаются сухими, намокает только дополнительный покров плода. Вместе с тем при подсыхании плода вокруг него некоторое время сохраняется влажная оболочка. В связи с полученными данными роль дополнительного (вторичного) покрова плода, образованного околоцветником, в роде *Urtica*, как и в роде *Parietaria* (Кравцова, 1991), нам представляется множественной: у крапив он не только имеет большое значение для диссеминации, но, по-видимому, предохраняет плод от преждевременного намачивания и участвует в процессе абсорбции воды при прорастании.

За ценные советы, полученные при подготовке данной статьи, приношу глубокую благодарность А. П. Меликяну, Е. Н. Немирович-Данченко и О. А. Яковлевой; благодарю также Д. В. Гельтмана за предоставленный материал и инженеров кабинета сканирующей электронной микроскопии Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву за помощь в работе на СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Морфология и анатомия растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Вып. 2. С. 170—192. — *Гельтман Д. В.* Род крапива (*Urtica* L.) в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 22 с. — *Каден Н. Н., Смирнова С. А.* Морфология плодов сорных крапивных СССР. Сообщ. 2 // Вестн. МГУ. Биол. почвовед. 1969. № 3. С. 57—64. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Анатомическое строение и особенности поверхности вторичных покровов плода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 510—524. — *Кравцова Т. И.* Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Навашин М. С.* Методика цитологических исследований для селекционных целей. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 86 с. — *Яковлева О. А.* Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 76. № 10. С. 1400—1408. — *Bassett I. J., Crompton C. W., Woodland D. W.* The biology of Canadian weeds. 21. *Urtica dioica* L. // Can. J. Plant Sci. 1977. Vol. 57. N 2. P. 491—498. — *Chrtek J.* Klič k určeni zastupcu rodu. *Urtica* L. b ČSR // Zpr. Čs. Bot. Společ. 1979a. T. 14. N 1. S. 1—7. — *Chrtek J.* Bemerkungen zur Gliderung der Gattung *Urtica* L. // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1979b. Vol. 14. N 3. P. 265—266. — *Harz G. O.* Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin: Druck. von W. Bürenstein, 1885. Bd 98. S. 555—1362. — *Lubbock J. B.* A contribution to our knowledge of seedlings. Vol. II. London: P. Kegan, Trench, Trubner and C°, 1892. 646 p. — *Modilewsky J.* Zur Samenbildung einiger Urticifloren // Flora. 1908. Bd 98. S. 423—470. — *Müller-Schneider P.* Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen // Veroff. Geobot. Inst. Rubel. Zürich, 1977. H. 61. 2 Aufl. 226 S. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. S. 1—365. — *Nikiticheva Z. I.* Dynamics of seed structure development in angiosperms // Proc. XI Int. Symp. Embryology and seed reproduction. Leningrad, USSR, July 3—7, 1990. St.-Peterburg: Nauka, 1992. P. 401—402. — *Ridley H. N.* The dispersal of plants throghout the world. Ashford: L. Reeve and Co, 1930. 744 p. — *Roth I.* Fruits of Angiosperms. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1977. 675 p. — *Takaso T., Tobe H.* Seed coat morphology and evolution in *Celtidaceae* and *Ulmaceae* (*Urticales*) // Bot. Mag. Tokyo. 1990. Vol. 103. N 1069. P. 25—41. — *Uphof J. C. Th.* Plant hairs // Handb. Pflanzenanat. Abt.: Histologie. 1962. Bd IV. Teil 5. S. 1—206.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1992

УДК 581.45

Б. М. Алиев

СТРОЕНИЕ УЗЛА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЯ У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ АЗЕРБАЙДЖАНА

B. M. ALIEV. NODAL ANATOMY IN RELATION TO PHYLLOTAXIS IN SOME PLANTS FROM AZERBAIJAN

Приведены данные по анатомии узла некоторых листостебельных и розеточных растений флоры Азербайджана. Показано, что строение узла побега в определенной степени связано с характером листорасположения. Для узлов с мутовчатым и розеточным листорасположением вводится понятие «парциальный узел». Сложность строения узла розетки часто создается за счет большого числа простых по строению парциальных узлов.

Строение проводящей системы узла, названной Н. А. Анели (1962) «каулифолиарной системой», является весьма важным анатомическим признаком, служащим для установления родственных связей между таксонами. Как известно, листовые следы, внедряясь в стебель, часто сохраняют на довольно большом протяжении свою самостоятельность (Радкевич, 1947; Кондратьева-Мельвиль, 1956; Данилова, Лузина, 1962; Данилова, Жоголева, 1971; и др.). В других случаях в прохождении проводящих пучков по стеблю наблюдается характерный для каждого вида тип их анастомозирования (Анели, Штромберг, 1964; Анели, Алиев, 1982, 1985; и др.).

Рядом исследователей установлена коррелятивная зависимость между листорасположением и строением проводящего аппарата. Так, например, у французской чечевицы *Vicia ervilia* Willd супротивно-очередному расположению листьев соответствует супротивное расположение медианных пучков листовых следов каждой пары листьев в центральном цилиндре (Данилова, Лузина, 1962). Двурядность внедрения листовых следов на протяжении всего стебля сохраняется благодаря тому, что каждый медианный пучок разветвляется перед внедрением следующего в ряду листового следа, а освободившееся место занимает медианный пучок следующего листа. Такой порядок внедрения проводящих пучков является целесообразным при свойственном этому виду листорасположении.

Е. П. Жоголева (1971) установила, что у 2 видов эспарцета (*Onobrychis echidna* Lipsky и *O. cornuta* (L.) Desv.) — подушковидных кустарников Средней Азии имеется своеобразное листорасположение, накладывающее отпечаток на внутреннюю структуру. Листовой след трехпучковый, трехлакунный, и внедрение его в стебель осуществляется на протяжении узла соответствующего листа и нижележащего междоузлия. Медианные пучки листового следа у *O. echidna*, внедрившись через самостоятельные лакуны, сохраняют индивидуальность на протяжении 3 междоузлий, а у *O. cornuta* они не теряют своей самостоятельности на протяжении всего одногодичного побега. У обоих видов листорасположение близко к супротивно-очередному. Однако листья не располагаются точно по ортостихам, а каждый последующий узел сдвинут по отношению к предыдущему на несколько градусов. Структура узла полностью соответствует типу листорасположения.

Задача данной работы — изучить строение узла у однолетних побегов представителей ряда видов флоры Азербайджана, среди которых были древесные и травянистые розеточные и листостебельные растения.

Материал и методика

Взятые для анатомического изучения растения распределялись по следующим группам.

I. Растения с супротивным (двурядным) листорасположением: *а*) с прилистниками: *Zygophyllum fabago* L., *Tribulus terrestris* L. (*Zygophyllaceae*); *б*) без прилистников: *Periploca graeca* L. (*Asclepiadaceae*).

II. Растения с мутовчатым листорасположением: *Potentilla argaea* Boiss. (*Rosaceae*), *Rubia iberica* (Fisch. ex DC.) C. Koch (*Rubiaceae*), *Nerium oleander* L. (*Apocinaceae*).

III. Розеточные: *Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss., *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss. (*Apiaceae*).

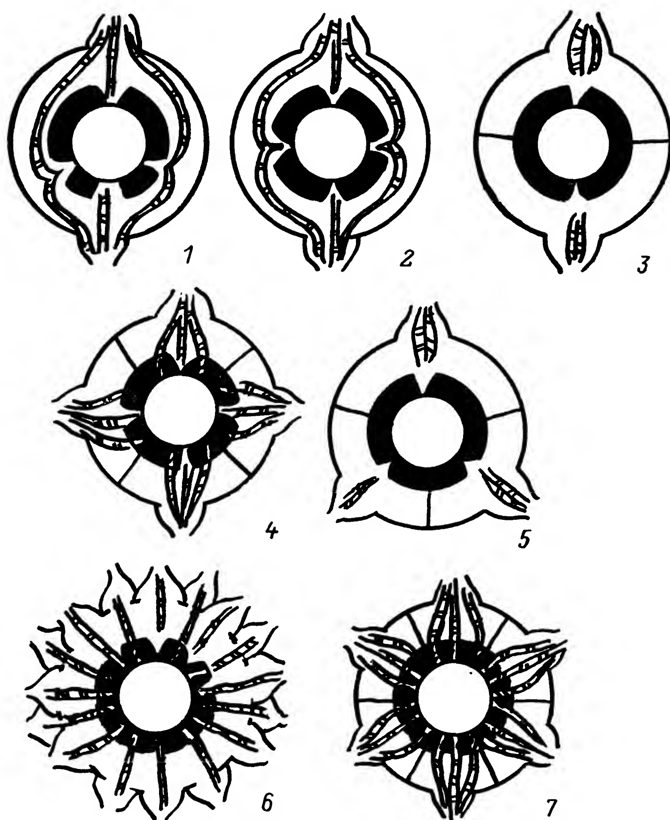
Образцы изучали как в свежесобранном, так и в фиксированном (в 70%-м спирте) виде. Поперечные срезы с узлов стебля 30—50 мкм толщ. изготовляли с помощью лезвия безопасной бритвы от руки и на замораживающем микротоме. Приготовление препаратов, их окраска и изучение проводились по общепринятой анатомической методике (Прозина, 1960).

Результаты и их обсуждение

1. У представителей родов *Tribulus* (см. рисунок, *1*) и *Zygophyllum* (см. рисунок, *2*), отнесенных нами к группе I, *а* (с супротивными листьями и с прилистниками), медианные пучки супротивных листьев внедряются в узел каждый через свою лакуну, пучки прилистников перед внедрением сливаются попарно и затем входят через одну лакуну с каждой стороны узла.

2. У представителей рода *Periploca* (см. рисунок, *3*), относящихся к группе I, *б* (с супротивным листорасположением, без прилистников), узел однопучковый, однолакунный.

3. У растений с мутовчатым листорасположением, взятых из разных систематических групп, строение узла варьирует прежде всего в зависимости от числа листьев в мутовке. Так, у *Nerium* (*Apocinaceae*) узел трехпучковый, трехлакунный: единственный пучок медианной жилки каждого листа входит в узел через свою лакуну (см. рисунок, *5*). У *Potentilla* (листья с прилистниками) мутовка состоит из 4 листьев, соответственно имеется 4 группы пучков, входящих в стелу в узле. Однако в отличие от *Nerium* медианная жилка каждого листа разветвляется в узле на 3 веточки, каждая из которых внедряется в стелу через свою лакуну (см. рисунок, *4*).



Различные типы анатомии узла у растений с супротивным (*1—3*) и мутовчатым (*4, 5*) листорасположением и розеточных (*6, 7*).

1 — Tribulus terrestris, 2 — Zygophyllum fabago, 3 — Periploca graeca, 4 — Potentilla argaea, 5 — Nerium oleander, 6 — Chamaesciadium acaule, 7 — Carum caucasicum.

4. Из группы розеточных растений для изучения структуры узла были привлечены представители родов *Chamaesciadium* (см. рисунок, *3, 6*) и *Carum* (см. рисунок, *7*) из сем. *Apiaceae*. Узел *Carum* очень близок по строению к узлу *Potentilla*, различие связано только с увеличением у *Carum* числа членов в мутовке прикорневых листьев. Вместе с тем узел *Chamaesciadium* ближе по структуре парциального узла (один лист—один парциальный узел) к *Nerium*, различие здесь также связано с увеличением у *Chamaesciadium* числа членов в мутовке (розетке) листьев.

Результаты проведенной работы показывают, что строение узла побега отражает не только структуру проводящей системы и морфологию листа, но и характер листорасположения. При супротивном и мутовчатом листорасположении каждому листу соответствует свой сектор узла (парциальный узел), в который внедряется медианная жилка через 1 или 3 лакуны. Стипулярные пучки у рассмотренных нами видов внедрялись через самостоятельные лакуны, объединяясь предварительно со стипулярными пучками противоположной парастихи. При рассмотрении прикорневого узла у розеточных форм необходимо учитывать строение парциального узла. Иногда сложность строения прикорневого узла у розеточных форм создается исключительно за счет большого числа парциальных узлов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с. — *Анели Н. А., Алиев Б. М.* Кратерность в узловой анатомии стебля // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 5. С. 770—773. — *Анели Н. А., Алиев Б. М.* Анатомическое строение некоторых высокогорных и полурозеточных растений // Сообщ. АН ГССР. 1985. Т. 20. № 13. С. 621—624. — *Анели Н. А., Штромберг А. Н.* Особенности строения проводящей системы грузинских дроков // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 7. С. 1019—1024. — *Данилова М. Ф., Жоголева Е. П.* Анатомия проростка *Onobrychis echidna* Lipsky // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 9. С. 1307—1317. — *Данилова М. Ф., Лузина З. А.* О некоторых анатомических особенностях стебля французской чечевицы (*Vicia ervilia* Willd) при лентовидной фасциации // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1962. Т. 34. Вып. 1. С. 176—191. — *Жоголева Е. П.* Анатомия узла у двух видов высокогорных подушковидных эспарцетов *Onobrychis echidna* и *O. cornuta* // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 5. С. 590—607. — *Кондратьева-Мельвиль Е. А.* О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 9. С. 1273—1292. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа, 1960. 206 с. — *Радкевич О. Н.* О теоретических основах анатомии проводящего аппарата растений // Вестн. ЛГУ. 1947. № 2. С. 161—175.

Сельскохозяйственный институт
Гянджа, Азербайджан

Получено 12 V 1992

УДК 581.9 (571.511) : 582.32 : 582.29

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 2

М. П. Андреев, О. М. Афонина, А. Д. Потемкин

МОХООБРАЗНЫЕ И ЛИШАЙНИКИ ОСТРОВОВ КОМСОМОЛЕЦ И БОЛЬШЕВИК (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

M. P. ANDREEV, O. M. AFONINA, A. D. POTEMKIN. BRYOPHYTES AND LICHENS OF THE KOMSOMOLETS AND BOLSHEVIK ISLANDS (THE SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Впервые для островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля в Русской Арктике) приведены 62 вида листостебельных мхов (из них 32 — новые для архипелага), 32 вида печеночников (ранее был известен только 1 вид), 78 видов лишайников (48 — впервые для архипелага, 1 — для Азии, 1 — для Евразии), 1 паразитирующий на лишайниках гриб. Приведена новая номенклатурная комбинация *Aspicilia anseris*.

Флора лишайников и мхов арктического архипелага Северная Земля в русском секторе Арктики остается наименее изученной, поскольку до сих пор имеются лишь немногочисленные и разрозненные коллекции растений, собранные на этой территории.

Первые сведения о мохообразных Северной Земли приводятся Л. И. Савич (1936), обработавшей материалы, собранные В. П. Савичем во время экспедиции 1930 г. на ледоколе «Георгий Седов». Для входящего в состав Северной Земли архипелага Седова (бывшие о-ва Сергея Каменева, 79°25′ с. ш., 91°40′ в. д. и 79°24′ с. ш., 91°3′11″ в. д.) она указывает 1 печеночник (*Blepharostoma trichophyllum*) и 19 видов листостебельных мхов. В работе Е. С. Короткевича (1958) при описании растительности о-ва Октябрьской Революции и архипелага Седова приводятся 13 видов листостебельных мхов, определенных А. Л. Абрамовой и И. Д. Кильдюшевским, а также 7 видов лишайников, определенных А. Н. Окснером. В «Определителе...» Абрамовой с соавт. (1961) для Северной Земли указано 32 вида мохообразных.

В 1979, 1980 и 1982 г. на Северной Земле работала сотрудница Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) Е. А. Ходачек. Ею на мысе Ватутина (крайняя западная оконечность о-ва Октябрьской Революции) и на близлежащем о-ве Средний (архипелаг Седова) была собрана коллекция мхов и лишайников. Листостебельные мхи были изучены О. М. Афониной и Л. Р. Каннукене, а лишайники — М. П. Андреевым (Андреев, 1983; Ходачек, 1986). Для данной территории ими было выявлено 35 видов листостебельных мхов и 46 видов лишайников.

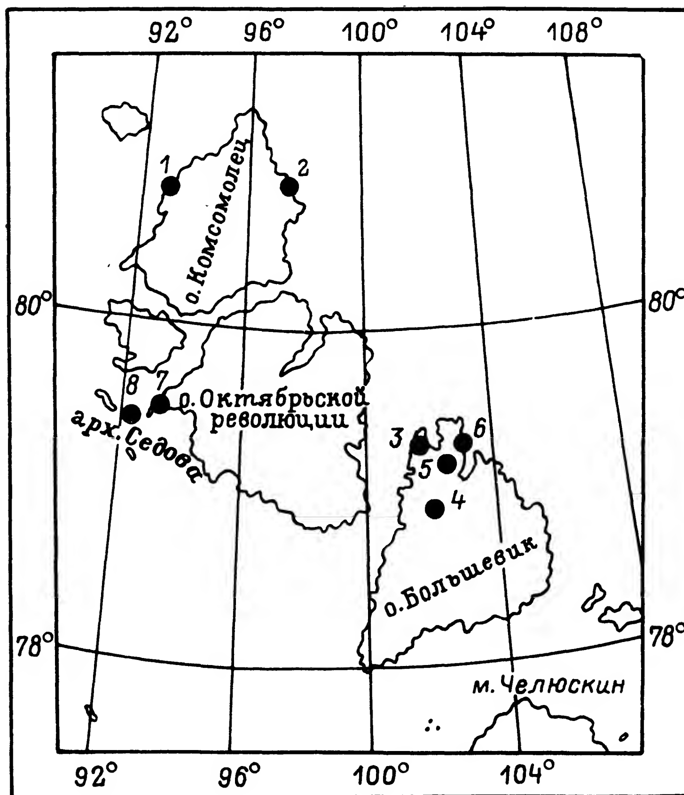
С учетом всех имеющихся литературных данных для архипелага Северная Земля были известны 50 видов листостебельных мхов, 1 печеночник и 46 видов лишайников.

Летом 1991 г. сотрудница БИН И. Н. Сафронова на островах Комсомолец и Большевик собрала небольшую коллекцию лишайников и мхов, дающую представление лишь о видовом составе, но не о встречаемости и распространении растений. По результатам обработки этой коллекции написана настоящая статья.

Материал был собран на 20 площадках, расположенных в 6 географических пунктах архипелага (см. рисунок), в основном в северной части о-ва Большевик, в том числе на 7 площадках, заложенных для экологического мониторинга (участки *3а—3д*, *5а, 5б*). Сборы с о-ва Комсомолец немногочисленны, так как были сделаны во время кратковременных вертолетных посадок. Далее приводятся описания пунктов сбора, их номера соответствуют номерам на карте.

Остров Комсомолец (северная часть).

1. Западное побережье. Бухта Скрытая близ ледника Академии Наук. 80°48′ с. ш., 93°20′ в. д. 0—30 м над ур. м. Песчаники. 22 VIII 1991.



Северная Земля.

Районы сбора материала. О-в Комсомолец: *1* — бухта Скрытая, *2* — мыс Локоть; о-в Большевик: *3* — окр. базы «Мыс Баранова», *4* — верховья р. Базовой, *5* — среднее течение р. Базовой, *6* — нижнее течение р. Базовой; архипелаг Седова: *7* — о-в Средний; о-в Октябрьской Революции: *8* — мыс Ватутина (Андреев, 1983; Ходачек, 1986).

2. Восточное побережье. Мыс Локоть. 80°47′ с. ш., 97°50′ в. д. Морская галечно-песочная терраса с единичными экземплярами *Phippsia algida*. 22 VIII 1991.

Остров Большевик (северная часть).

3. Западное побережье. Берег пролива Шокальского в 5—15 км к юго-западу от мыса Баранова. 79°15′ с. ш., 101°40′ в. д. Окр. базы «Мыс Баранова». Склон северо-западный экспозиции к морю.

3а. Верхняя часть склона. Нарушенная каменисто-щебнистая тундра с единичными растениями. 27 VII 1991.

3б. Верхняя часть склона. Каменисто-щебнистая, с мелкоземом, полосчато-полигональная, злаково-разнотравная с ивкой, мохово-лишайниковая тундра с общим проективным покрытием 25—30%, на выпуклых участках — 2—7%. 27 VII и 21 VIII 1991.

3в. Нижняя треть склона, щебнисто-каменистая, с моховыми сообществами, единичными травяными растениями и лишайниковыми пятнами. 27 VII 1991.

3г. Пологая щебнисто-каменистая поверхность с развивающимися полигонами (ниже участка *3в*). Лишайниково-моховая тундра с общим проективным покрытием лишайников и мхов около 60%. 27 VII 1991.

3д. Переувлажненная часть равнины, полого наклоненной на запад к морю. Щебнисто-мелкоземистая, полигонально-полосчатая, сырая разнотравно-злаковая, лишайниково-моховая тундра в долине ручья. 21 и 27 VII; 21 VIII 1991.

3е. Россыпи песчаниковых валунов вокруг участка *3г*. 30 м над ур. м. Лишайниковые сообщества на камнях. 14 и 16 VIII 1991.

3ж. Сухая каменистая ивнячково-лишайниково-моховая тундра. 20 VII 1991

3з. Каменистая разнотравная (*Papaver polare, Saxifraga oppositifolia, S. caespitosa, Eritrichium villosum*), лишайниково-моховая тундра. 24 VII 1991.

3и. Щебнистое полигональное травяно-лишайниково-моховое сообщество по берегу озера. 10 м над ур. м. 15 VIII 1991.

3к. Нивальное моховое сообщество под снежником в верховье ручья. 20 VII 1991.

3л. Каменисто-щебнистый берег водотока в долине. Группировки *Phippsia algida* и *Cerastium regelii* с небольшими моховыми пятнами. 24 VII 1991.

4. Верховья р. Базовой. Узкая долина близ оз. Спартаковского. 78°55′ с. ш., 102°00′ в. д. 70—80 м над ур. м. Влажная травяно-лишайниково-моховая тундра. 7 VIII 1991.

5. Среднее течение р. Базовой. 79°04′ с. ш., 102°25′ в. д. Шлейф горы и высокая левобережная терраса. 65 м над ур. м. 10 VIII 1991.

5а. Сухая щебнистая подгорная равнина. Полигонально-выпуклая щебнистая новосиверсиево-ивковая, мохово-лишайниковая (лишайники — 50—60%) тундра на шлейфе горы.

5б. Высокая терраса над обрывом реки. Полигонально-щебнистая влажная травяно-лишайниково-моховая тундра.

6. Приморская равнина и нижнее течение р. Базовой у залива Ахматова в 35—45 км к юго-востоку от мыса Песчаного. 79°07′ с. ш., 102°45′ в. д.

6а. Куртинки мхов по каменистым россыпям. 2 VIII 1991.

6б. Гора Звездина в 8 км к югу от устья р. Базовой. Склон северной экспозиции. 60 м над ур. м. Лишайниковые сообщества на камнях. 2 VIII 1991.

6в. Скалистые береговые обрывы. Около 30 м над ур. м. Сообщества на гранитоидах. 9 VIII 1991.

6г. Оз. Предгорное в 35 км к югу от мыса Песчаного. Моховая группировка в воде близ берега. 10 VIII 1991.

В приводимом далее списке острова обозначены: К — Комсомолец, Б — Большевик. Виды мхов и лишайников даны в алфавитном порядке. Таксоны, впервые приводимые для Северной Земли, отмечены звездочкой.

Musci

**Andreaea rupestris* Hedw. var. *papillosa* (Lindb.) Podp. — Б: *3(в, г)*, *6б.* Образует крупные чистые дернинки. Со спорогонами.

Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — Б: *3(д, ж)*, *5(а, б)*. Довольно редко и в небольшой примеси среди других мхов.

**Bartramia ithyphylla* Brid. — Б: *3(в, д)*. В примеси среди других мхов.

**Brachythecium turgidum* (C. J. Hartm.) Kindb. — Б: *3к.* В сырых нивальных экотопах является доминантом мохового покрова.

Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) Chan. — Б: *3(а—в, з)*. Обычно в незначительной примеси среди других мхов.

**Bryum aeneum* Blytt ex B. S. G. (=*B. rutilans* Brid.). — Б: *3л.* В небольшой примеси.

B. cyclophyllum (Schwaegr.) B. S. G. (=*B. cryophilum* Mårt., *B. tortifolium* Funck ex Brid.). — К: *2*; Б: *3(а, в, к, л)*, *6б.* Растет крупными чистыми дернинками.

**B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al. — Б: *3(а—в, д)*, *6б.* Во влажных местообитаниях довольно обилен.

Callialaria curvicaulis (Jur.) Ochyra (=*Cratoneuron curvicaule* (Jur.) G. Roth). — Б: *3в.* В незначительной примеси.

Calliergon sarmentosum (Wahlenb.) Kindb. — Б: *3(в, д, к, л)*, *5б*, *6г.* В сырых местообитаниях образует сплошное покрытие.

**Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens. — Б: *3(д, ж)*, *6а.* В незначительной примеси среди других мхов.

**Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. — К: 2. Образует дернинку вместе с *Pohlia drummondii.*

**C. purpureus* var. *rotundifolius* Berggr. — К: *1*, *2*. Разновидность, характерная только для высоких широт.

Cirriphyllum cirrosum (Schwaegr. ex Schultes) Grout. — Б: *3*(*а*, *б*, *з*), *6а*. Рассеянно среди других мхов.

**Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp. — Б: *3в*. В небольшой примеси среди других мхов.

**Dicranoweisia crispula* (Hedw.) Lindb. ex Milde. — Б: *3г*, *5а*, *6б*. Образует крупные чистые дернинки.

Dicranum angustum Lindb. — Б: *5б*. В небольшой примеси среди других мхов.

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. — Б: *3ж*, *5б*. В примеси среди других мхов.

D. spadiceum Zett. — Б: *5*(*а*, *б*). Образует небольшие дернинки.

**Didymodon asperifolius* (Mitt.) Crum, Steere et Anders. var. *gorodkovii* (A. Abr. et I. Abr.) Afonina. — Б: *3д*. В примеси среди других мхов.

**D. rigidulus* Hedw. emend Zand. var. *icmadophila* (Schimp. ex C. Müll.) Zand. (=*Barbula icmadophila* Schimp. ex C. Müll.). — Б: *3а*. В небольшой примеси среди других мхов.

Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G. — Б: *3*(*а—в*, *д*, *ж*, *з*, *к*), *5б*. Распространенный вид, обычный компонент мохового покрова во многих типах местообитаний.

Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe. — Б: *3*(*а—в*, *д*, *ж*, *з*), *5б*, *6а*. Наиболее распространенный на острове вид, встречается практически во всех типах местообитаний, один из основных компонентов мохового покрова.

Drepanocladus latifolius (Lindb. et H. Arnell) Warnst. — Б: *3*(*в*, *д*), *6а*. Рассеянно среди других мхов.

D.revolvens (Sw.) Warnst. — Б: *3*(*в*, *д*, *к*, *л*). Обилен в сырых местообитаниях.

D. uncinatus (Hedw.) Warnst. — Б: *3*(*а—в*, *д*), *5а*, *6*(*а*, *б*). Обычно в примеси.

Encalypta alpina Sm. — Б: *3*(*а*, *б*). Рассеянно среди других мхов.

**E. procera* Bruch. — Б: *3б*. Отдельные стебельки вместе с *E. alpina*.

**Grimmia torquata* Hornsch. ex Grev. — Б: *5б*. Образует крупную чистую дернинку. Отсутствуют характерные для этого вида выводковые тела.

Hygrohypnum polare (Lindb.) Loeske. — Б: *3*(*д*, *л*), *6б*. Обилен в сырых местообитаниях.

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *obtusifolium* (Geh.) Par. (=*H. splendens* var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.). — Б: *3*(*д*, *ж*), *5*(*а*, *б*). В примеси среди других мхов.

Hypnum bambergeri Schimp. — Б: *3*(*б*, *д*), *6а*. Обычно в примеси среди других мхов.

* *H. cupressiforme* Hedw. — Б: *3*(*а*, *б*, *ж*, *з*). В примеси среди других мхов.

H. procerrimum Mol. (=*Pseudostereodon procerrimum* (Mol.) Fleisch. in Broth.). — Б: *3*(*а*, *д*). В примеси среди других мхов.

**H. revolutum* (Mitt.) Lindb. — Б: *3*(*а*, *б*, *ж*).

**Isopterygium pulchellum* (Hedw.) Jaeg. et Sauerb. — Б: *3з*. Единичные стебельки.

**Kiaeria glacialis* (Berggr.) Hag. — Б: *5б*. В примеси среди других мхов.

**Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske. — Б: *3д*. Единичные стебельки.

**Mnium blyttii* B. S. G. — Б: *3*(*б*, *ж*). Рассеянно в моховой дернине.

Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G. — Б: *3*(*а—в*, *д*, *ж*, *з*, *к*). Рассеянно среди других мхов.

**M. tenerrima* (Brid.) Lindb. — Б: *3б*. В незначительной примеси вместе с *M. julacea*.

**Oligotrichum hercinicum* (Hedw.) DC. — Б: *5б*. Обнаружено несколько стебельков среди других мхов.

Oncophorus wahlenbergii Brid. — Б: *3д, 5б*. Во влажных местообитаниях является одним из доминантных видов.

Orthothecium chryseum (Schwaegr. ex Schultes) B. S. G. — Б: *3(а—в, д, ж, з)*, *6а*. Встречается часто и иногда является доминантом мохового покрова.

O.strictum Lor. — Б: *3д*. Рассеянно среди других мхов.

Orthotrichium speciosum Nees ex Sturm. — Б: *5а, 6а*. Со спорогонами. Образует чистые дернинки.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. — Б: *3(в, д, к, л)*, *6б*. Обилен в сырых местообитаниях.

Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv. — Б: *3г*. Отдельные стебельки на незадернованной поверхности.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. — Б: *3(б, в, ж, л)*, *5(а, б)*. Обычно рассеянно среди других мхов.

**P.* sp. cf. *P. drummondii* (C. Müll.) Andr. — К: *1, 2*. Образует дернинку вместе с *Ceratodon purpureus*.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. — К: *1, 2*; Б: *3(а, б, д, ж, к, л)*, *5(а, б)*, *6б*. Один из распространенных видов, но обычно встречается в примеси среди других мхов.

**Psilopilum cavifolium* (Wils.) Hag. — Б: *3г*. Отдельные стебельки среди печеночных мхов.

**Racomitrium ericoides* (Web. ex Brid.) Brid. — Б: *3(б, л)*, *5б*. В примеси среди других мхов.

**R. fasciculare* (Hedw.) Brid. — Б: *3л*. Образует крупные чистые дернинки.

R. lanuginosum (Hedw.) Brid. — Б: *3(б, г, ж)*, *5(а, б)*. Является доминантом мохового покрова.

**Schistidium andreaeopsis* (C. Müll.) Lazar. — Б: *3(д, ж)*. Образует чистые дернинки.

**Thuidium abietinum* (Hedw.) B. S. G. — Б: *3ж*. В небольшой примеси.

Timmia austriaca Hedw. — Б: *3(а—в, д, ж, з, к)*, *5(а, б)*, *6а*. Обычно в примеси среди других мхов.

Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske. — Б: *3(а, б, д)*, *5а, 6а*.

**Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr. — Б: *3б*. Образует небольшую дернинку.

Tortula mucronifolia Schwaegr. — Б: *3а*. Единичные растения.

**T. norvegica* (Web.) Wahlenb. ex Lindb. — Б: *3а*. В примеси.

T. ruralis (Hedw.) Gaertn., Meyer et Scherb. — Б: *3(а, б, д, ж, з)*, *5а*.

В результате изучения коллекции листостебельных мхов, собранной И. Н. Сафроновой, для о-ва Комсомолец было выявлено 4 вида, для о-ва Большевик — 60 видов, из них 32 оказались новыми для архипелага Северная Земля. 20 видов и 1 разновидность, ранее известные с о-ва Октябрьской Революции и с архипелага Седова, не были собраны пока на островах Комсомолец и Большевик. Приводим их в алфавитном порядке: *Bryum weigelii* Spreng., *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Campylium zemliae* C. Jens., *Cinclidium arcticum* (B. S. G.) Schimp., *Desmatodon leucostoma* (R. Br.) Berggr., *Dicranum scoparium* Hedw., *Didymodon rigidulus* Hedw. (=*Barbula rigidula* (Hedw.) Milde), *Distichium inclinatum* (Hedw.) B. S. G., *Drepanocladus lycopodioides* (Brid.) Warnst., *Encalypta rhaptocarpa* Schwaegr., *Orthothecium rufescens* (Brid.) B. S. G., *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop. (=*Mnium rugicum* Laur.), *Polytrichum strictum* Brid., *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B. S. G., *S. strictum* (Turn.) Mårt., *Scorpidium turgescens* (T. Jens.) Loeske, *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) B. S. G., *T. urceolatus* B. S. G. ex Schimp., *Timmia austriaca* var. *arctica* (Lindb.) Arnell, *Trichostomum arcticum* Kaal. (=*T. cuspidatissimum* Card. et Ther.).

В целом для архипелага Северная Земля на сегодняшний день известно 82 вида листостебельных мхов.

Hepaticae[1]

**Anastrophyllum minutum* (Schreb.) Schust. — Б: *3ж, 5б.* Отмечен 6 раз, растет пучками и отдельными стеблями в моховых дернинах и на обнаженной почве. В последнем случае развивает пурпурную пигментацию, чем напоминает *A. sphenoloboides* Schust., от которого отличается формой листа и характером клеточной сети.

**A. minutum* var. *grandis* (Lindb.) Schust. — Б: *5б.* Пучки в моховой дернине. Растения крупные, до 4 см дл. и 1.2 мм шир. Стебель — 14 клеток в диам. Масляные тела — по 3—4 в клетке.

**Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev. — Б: *5б.* Отдельные стебли в рыхлой дернинке.

**A. juratzkana* f. *elongata* Jørg. — К: *2.* Отмечена 3 раза на слабозакрепленных песках в виде отдельных стеблей и пучков.

**Arnellia fennica* (Gott.) Lindb. — Б: *3б.* Встречен 2 раза в виде пучков в моховой дернине.

**Barbilophozia barbata* (Schreb.) Loeske. — Б: *5а.* Отдельные стебли в моховой дернине. Самое северное указание вида.

**B. hyperborea* (Schust.) Potemk. — Б: *3д.* Отмечен 2 раза в виде отдельных стеблей и пучков среди других мохообразных, в том числе и вместе со следующим видом.

**B. quadriloba* (Lindb.) Loeske. — Б: *3(а—в, д, з), 5б.* Встречен 7 раз в виде отдельных стеблей и пучков среди мхов, 1 раз — на слабозадерненной почве.

**B. quadriloba* f. *glareosa* (Jørg.) Potemk. — Б: *3а.* Пучки среди мхов. Растения необычно мелкие, несколько напоминающие виды *Cephaloziella*, представляют собой переход к f. *cephalozielloides* (Schust.) Potemk., от которой отличаются более широкими лопастями листьев.

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. var. *brevirete* Bryhn et Kaal. — Б: *3б, 5б.* Отмечен 4 раза в виде пучков и отдельных стеблей среди мхов, 1 раз — на незадерненном субстрате.

**Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum. — Б: *5б.* Единичные стебли среди мхов.

**Cephaloziella arctica* Bryhn et Douin. — К: *2*; Б: *3(б, в, д, ж, з, к, л).* Отмечен 20 раз. Наиболее распространенный печеночник, имеет широкую экологическую амплитуду, встречается и на слабозакрепленных песках, и в хорошо сформированных влажных моховых дернинах. Отмечены растения с выводковыми почками и молодые фертильные побеги с антеридиальными веточками. Вид очень полиморфен. Нередко встречаются очень крупные формы со стеблем 120—140 мкм в диам., иногда с 2—3-слойными основаниями листьев, но с мелкими клетками (9—14 мкм) в основании лопастей, что исключает возможность их отнесения к следующему виду.

**C. grimsulana* (Gott. et Rabenh.) Lac. s. str. — К: *1*; Б: *3 (в, д, л).* Отдельные стебли и пучки среди других мохообразных и на влажной незадерненной почве. Однажды отмечен с выводковыми почками.

**C. rubella* (Nees) Warnst. subsp. *arctogena* (Schust.) Schust. et Damsh. — Б: *5б.* Отдельные стебли в дикрановой дернине. Встречен побег с ювенильным периантием. Самое северное указание вида.

**C. uncinata* Schust. — Б: *3л.* Пучки среди мхов.

**Gymnomitrion concinnatum* (Lightf.) Corda. — Б: *5б.* Встречен 2 раза в виде отдельных стеблей в рыхлой моховой дернине и на обнаженном грунте.

**G. corallioides* Nees. — Б: *3г, 5б.* Встречен 5 раз. Образует густые корковидные дернинки либо растет среди других печеночников и мхов.

---

[1] Для таксонов, неоднократно собранных на отдельных площадках, указана их встречаемость в гербарных образцах.

**Jungermannia polaris* Lindb. — Б: *3(б, в, ж)*. Отдельные стебли и пучки на обнаженном субстрате и в моховой дернине.

**Lophozia excisa* (Dicks.) Dum. — Б: *3(б, ж)*. Отдельные стебли в моховых дернинах. Однажды отмечен с выводковыми почками.

**L. heterocolpos* (Hartm.) M. A. Howe. — Б: *3б*. Отмечен 2 раза в виде пучков и отдельных стеблей в моховой дернине и на незадерненном субстрате. В последнем случае отмечено не свойственное виду развитие темно-бурой пигментации.

**L. jurensis* K. Müll. (=*L. latifolia* Schust.). — Б: *3д, 5б*. Пучки и отдельные стебли среди мхов. Растения двудомные. Отмечены длинные колосковидные антеридиальные побеги и молодые архегониальные. Вторичная пигментация пурпурная.

**L.* sp. cf. *L. pellucida* Schust. var. *minor* Schust. — Б: *5б*. Отдельные стебли на слабозадерненном субстрате среди *Anastrophyllum minutum*. Отмечен с немногочисленными недоразвитыми выводковыми почками, что не позволяет сделать окончательное определение.

**L.* sp. cf. *L. savicziae* Schljak. — Б: *5б*. Отдельные стебли в моховой дернине. Растения имеют характерный облик и блеск, хотя клетки некрупные (краевые и срединные до 30 мкм дл.).

**Odontoschisma macounii* (Aust.) Und. — Б: *5б*. Отмечен 2 раза в виде отдельных стеблей и пучков среди мхов и на слабозадерненном субстрате. Встречены mod. *laxifolia* и mod. *densifolia*.

**Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. subsp. *porelloides* (Nees) Schust. — Б: *3б, 5б*. Отдельные стебли среди других мохообразных.

**P. asplenioides* subsp. *porelloides* f. *subarctica* (Jørg.) Schust. — Б: *3(з, ж)*. Отдельные стебли среди других мохообразных. Данная форма является фенокопией *P. asplenioides* subsp. *arctica* (Bryhn et Kaal.) Schust. (=*P. arctica* Bryhn et Kaal.), от которого отличается более мелкими клетками. Именно f. *subarctica* встречается на Земле Франца-Иосифа и Таймыре. Все просмотренные гербарные образцы из этих регионов, ранее определенные как *P. arctica*, представляют собой *P. asplenioides* subsp. *porelloides*. *P. asplenioides* subsp. *arctica* имеет, по-видимому, более восточное распространение.

**Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. — Б: *5б*. Единственный побег в моховой дернине.

**Radula prolifera* H. Arnell. — Б: *5б*. Единственный побег в моховой дернине. Самое северное указание вида.

**Scapania curta* (Mart.) Dum. — Б: *3л, 5б*. Единичные стебли в дернинках *Oncophorus wahlenbergii* и *Hygrohypnum polare*. Один побег антеридиальный. Самое северное указание вида. Растения имеют типичный облик: длинный киль, пурпурную пигментацию брюшных оснований листьев, отчетливый бордюр из клеток с утолщенными стенками, 14—20 мкм в диам., и очень редкие мелкие зубцы по краю листа.

**S. degenii* Schiffn. — Б: *3д*. Встречен 2 раза в виде отдельных стеблей среди мхов, без выводковых почек. Самое северное указание вида.

**S. gymnostomophila* Kaal. — Б: *3б*. Отдельные стебли среди мхов, с единичными выводковыми почками.

**S. gymnostomophila* f. *incurva* (Bryhn) Schust. — Б: *3 (а, б, ж, з)*. Встречена 6 раз в виде пучков и отдельных стеблей в моховых дернинках (mod. *viridis*), редко — на слабозадерненном субстрате (mod. *fusca*), большей частью с выводковыми почками. Растения данной формы характеризуются в большинстве случаев обращенными на спинную сторону листьями с более длинным килем и более крупной дорсальной лопастью, чем напоминают *S. calcicola* (H. Arnell et J. Perss.) Ingh. subsp. *ligulifolia* (Schust.) Damsh. et Long (=*S. ligulifolia* Schust.). В отличие от последнего *S. gymnostomophila* f. *incurva* имеет более малочисленные масляные тела, располагающиеся по 1—2 в клетках середины лопастей, и значительно более мелкие выводковые почки.

**S. obcordata* (Berggr.) S. Arnell. — К: *2*. Отмечен 3 раза в виде отдельных стеблей на слабозакрепленных песках. Особенность изученных растений — крупные выводковые почки, 20—34 (38) × 14—20 мкм.

**S. praetervisa* Meyl. — Б: *3г*. Пучки среди мхов, с выводковыми почками.

**S. simmonsii* Bryhn et Kaal. — Б: *5б*. Отдельные стебли среди других мохообразных.

**S. undulata* (L.) Dum. — Б: *6г*. Встречен 2 раза в виде больших дернин и отдельных стеблей среди *Calliergon sarmentosum*. Вид представлен типичными водными формами с цельнокрайными листьями без бордюра. Самое северное указание вида.

**Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch. — Б: *3(б, д, к)*, *5б*. Встречен 8 раз в виде пучков и отдельных стеблей среди других мохообразных, реже — на слабозадерненном субстрате, 1 раз — в виде чистой дернинки.

**T. quinquedentata* f. *gracilis* (C. Jens.) Schust. — Б: *5б*. Отмечен 2 раза в виде отдельных стеблей и пучков на незадерненном субстрате и в рыхлой дернине.

Проведенное исследование позволило выявить 32 вида и 7 внутривидовых таксонов печеночных мхов. Все они впервые указываются для исследованных островов. 31 вид и 6 внутривидовых таксонов отмечены для о-ва Большевик, 4 — для о-ва Комсомолец, из них *Anthelia juratzkana* f. *elongata* и *Scapania obcordata* на о-ве Большевик пока не встречены. Несмотря на наличие во флоре печеночников Северной Земли ряда южных элементов (*Scapania curta, S. undulata, Barbilophozia barbata*), ей присущи черты высокоарктических флор, проявляющиеся при сопоставлении активности видов различных таксономических групп. Как и в других высокоширотных флорах (Schuster et al., 1959; Жукова, 1973; Благодатских и др., 1979), наблюдается падение активности широко распространенных в более южных подзонах тундровой зоны *Ptilidium ciliare* и представителей сем. *Cephaloziaceae*. Отсутствует во флоре и *Barbilophozia binsteadii* (Kaal.) Loeske. Параллельно резко возрастает активность *Cephaloziella arctica* и в несколько меньшей степени — *Barbilophozia quadriloba*.

Lichenes

Alectoria nigricans (Ach.) Nyl. — Б: *3(б, г, д)*, *5а*.

A. ochroleuca (Hoffm.) Massal. — Б: *3е, 5а*.

***Aspicilia anseris* (Lynge) Andreev comb. nov.** — *Lecanora anseris* Lynge, 1940, Skr. om Svalbard og Ishavet, 81 : 85. — Б: *6в*. На камне. Небольшой фрагмент. Споры 16.5—19.5 × 11—13.8 мкм, гимениальный слой 120 мкм. Ранее этот вид приводился для Гренландии и Аляски. Новый для Евразии.

**A. lapponica* (Zahlbr.) Oxn. — Б: *6в*. На камне. Отличается от *A. cinerea* (L.) Koerb. более мелкими спорами (у нашего образца — 11—13.8 × 7—8.5 мкм) и более низким гимением. Известен с Кольского п-ова. Новый для Сибири.

**Baeomyces carneus* Flk. — Б: *3г*. Стерильный образец.

**B. roseus* Pers. — Б: *3а, 5б*.

**Brodoa intestiniformis* (Vill.) Goward (=*Hypogymnia intestiniformis* (Vill.) Räs.). — Б: *3(б, е)*, *6в*. На почве и камнях.

**Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnef. — Б: *5а*. На почве.

**Buellia insignis* (Naeg.) Th. Fr. — Б: *5а*. На растительных остатках. Споры 28—31 × 11—12 мкм, гимениальный слой 120 мкм.

Caloplaca ammiospila (Wahlenb.) Oliv. (=*C. cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv.). — Б: *3(а, б)*. На растительных остатках.

C. cerina (Ehrh.) Th. Fr. — Б: *3б*. На растительных остатках.

**C. tetraspora* (Nyl.) Oliv. — Б: *3б*. На растительных остатках.

**C. tirolensis* Zahlbr. — Б: *3(а, б)*. На растительных остатках.

**Cetraria commixta* (Nyl.) Th. Fr. — Б: *3а*. На почве.

C. cucullata (Bellardi) Ach. — Б: *3(а—д)*, *5(а, б)*.
C. delisei (Bory) Th. Fr. — Б: *3(б—д)*, *5а*.
**C. inermis* (Nyl.) Krog. — Б: *3в*. На почве среди мхов.
C. islandica (L.) Ach. — Б: *3(б, г)*, *5б*.
**C. nigricascens* (Nyl. in Kihlm.) Elenk. — Б: *3(б—д)*.
C. tilesii Ach. — Б: *3(б—д)*.
**Cladina rangiferina* (L.) Harm. — Б: *5б*. Фрагмент.
**Cladonia chlorophaea* (Flk.) Spreng. — Б: *3(а, г)*.
**C. coccifera* (L.) Willd. — Б: *5б*.
**C. lepidota* Nyl. — Б: *3г*.
C. macroceras (Flk.) Ahti. — Б: *5б*.
C. phyllophora Hoffm. — Б: *3и*, *5б*.
C. pocillum (Ach.) O. J. Rich. — Б: *3(б, д)*.
C. pyxidata (L.) Hoffm. — Б: *3г*.
**Collema ceraniscum* Nyl. — Б: *3(б, в)*. На растительных остатках. Известен с Новой Земли и Таймыра.
**Dactylina arctica* (Hook.) Nyl. — Б: *3б*, *5б*.
D. madreporiformis (Ach.) Tuck. — Б: *3(а—в, д)*.
D. ramulosa (Hook.) Tuck. — Б: *3д*, *4*, *5(а, б)*.
**Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt. — Б: *3б*, *5а*.
Lecanora epibryum Ach. — Б: *3(б, в)*. На растительных остатках.
**L. frustulosa* (Dicks.) Ach. — К: *1*. На рыхлом песчанике. Споры 11—13.8 × × 4.5—5.6 мкм.
**L. polytropa* (Ehrh.) Rabenh. var. *alpigena* Schaer. — К: *1*; Б: *6в*. На рыхлом песчанике. Споры 10—11 × 4—4.5 мкм.
L. polytropa var. *polytropa* f. *illusoria* (Ach.) Leight. — К: *1*; Б: *6в*. На твердой породе. Споры 11—13.5 × 4.2—5.5 мкм.
Lecidea lapicida (Ach.) Ach. — Б: *6в*. На камне. Представлен формой, дающей красную реакцию с KOH (*L. lactea* Flk. ex Schaer.), и формой с ржавоокрашенным слоевищем.
L. ramulosa Th. Fr. (=*L. ementiens* Nyl.). — Б: *5б*. На растительных остатках во влажной тундре. Стерильный образец.
**Leciophysma finmarkicum* Th. Fr. — Б: *3б*, *5б*. На растительных остатках.
Lepraria membranacea (Dicks.) Lett. — К: *1*; Б: *3(а, б)*.
**Leptogium arcticum* Jørg. — Б: *3д*. На почве. Стерильный.
**L. gelatinosum* (With.) Laundon (=*L. sinuatum* (Huds.) Massal.). — Б: *3д*. На растительных остатках.
**Lopadium pezizoideum* (Ach.) Koerb. — Б: *3в*. На растительных остатках.
**Miriquidica lulensis* (Hellb.) Hertel et Rambold (=*Lecidea circumnigrata* H. Magn. var. *reagens* H. Magn.). — Б: *3*, *6в*. на камне. Слоевище от K краснеет, сумки булавовидные, с апикальным аппаратом леканоринового типа. Споры 9.3—11 × 4—4.2 мкм. Ранее в Арктике был известен из Мурманской обл., с Чукотки, со Шпицбергена и с о-ва Элсмир.
**Mycoblastus tornoënsis* (Nyl.) R. Anderson (=*Lecidea tornoënsis* Nyl.). — К: *1*; Б: *3г*, *5б*. На мхах и растительных остатках.
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge. — Б: *3(а—г)*, *5а*. На растительных остатках. Встречаются типичная форма и var. *gonatodes* (Ach.) Lynge.
**O. geminipara* (Th. Fr.) Vain. — Б: *5а*. На растительных остатках.
**O. grimmiae* Lynge. — Б: *3б*. На мхах.
**Orphniospora moriopsis* (Massal.) D. Hawksw. (=*Buellia moriopsis* (Massal.) Th. Fr.). — Б: *6(б, в)*. На камне. Споры 11—16.5 × 5.5 мкм. Арктоальпийский вид. Ранее приводился для Канадской Арктики, Аляски, а также для гор Европы и Северной Америки. Новый для Азии.
Pannaria pezizoides (Web.) Trevis. — Б: *3д*, *5б*. На растительных остатках.

**Parmelia alpicola* Th. Fr. — К: *1*; Б: *5а*. На щебне.
P. omphalodes (L.) Ach. — Б: *3(б, г—е)*, *5(а, б)*. На почве.
**P. stygia* (L.) Ach. — Б: *6в*. На камне. Небольшой фрагмент.
**Pertusaria bryontha* (Ach.) Nyl. — Б: *3(б, в, д)*. На растительных остатках.
**P. glomerata* (Ach.) Schaer. — Б: *5а*. На растительных остатках.
**P. trochiscea* Norm. — Б: *3(а—в)*. На растительных остатках.
**Placynthium nigrum* S. Gray. — Б: *3г*. На мхах.
**Pseudephebe pubescens* (L.) Choisy. — К: *1*; Б: *3(б, е)*, *5(а, б)*, *6в*. На щебне.
Psoroma hypnorum (Vahl) S. Gray. — Б: *3б*. На растительных остатках.
Rhizocarpon geographicum (L.) DC. — Б: *3е, 6в*. На камне.
**Rhizoplaca melanophthalma* (DC.) Leuck. et Poelt. — К: *1*. На камне.
R. peltata (Ram.) Leuck. et Poelt. — К: *1*. На рыхлом песчанике. Апотеции коричневые, почти черные, эпигимений коричневый, споры 8.5—16.5 × 4.2—5.5 мкм.
**Rinodina cacuminum* (Th. Fr.) Malme. — Б: *3е*. На камне. Слоевище мелкое, темное, споры мелкие, 12—17 × 6.5—7.5 мкм. Известен из северных районов Европы и с Земли Франца-Иосифа. Новый для Азии.
**R. roscida* (Sommerf.) Arnold. — Б: *3(а, б)*. На растительных остатках.
R. turfacea (Ach.) Koerb. — Б: *3(б, д)*, *5а*. На растительных остатках.
**Solorina crocea* (L.) Ach. — К: *2*; Б: *3г, 5б*.
**Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain. — Б: *3(б, д, е)*, *5(а, б)*.
**Sporostatia testudinea* (Ach.) Massal. — Б: *6(б, в)*. На камне.
Stereocaulon rivulorum H. Magn. — К: *1, 2*; Б: *3(а, в, д)*, *5(а, б)*.
Thamnolia subuliformis (Ehrh.) W. Culb. — Б: *5а*.
T. vemicularis (Sw.) Ach. ex Schaer. — Б: *3(а, б, д)*, *5(а, б)*.
**Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel. — Б: *3е, 6б*. На камне.
**Umbilicaria cylindrica* (L.) Del. — К: *1*; Б: *3е*. На камне.
**U. decussata* (Vill.) Zahlbr. — К: *1*; Б: *6в*. На камне.
**U. proboscidea* (L.) Schrad. — К: *1*. На камне.
**U. torrefacta* (Lightf.) Schrad. — Б: *3е*. На камне. Фрагмент.
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — К: *1*. На рыхлых песчаниках.
X. elegans (Link) Th. Fr. — Б: *3(б, д, е)*. На камне.

**Scutula stereocaulorum* (Anzi) Koerb. (=*Lecidea stereocaulorum* Anzi). — Б: *3в*. Паразитирует на *Stereocaulon rivulorum*. Споры бесцветные, двуклеточные, 14 × × 3—4 мкм. Широко распространен в Арктике.

Для о-ва Комсомолец всего отмечено 13 видов лишайников, для о-ва Большевик — 74 вида.

В изученном материале не были встречены отмечавшиеся ранее для Северной Земли (о-в Октябрьской Революции и архипелаг Седова) 18 видов: *Arthroraphis citrinella* (Ach.) Poelt var. *alpina* (Schaer.) Poelt, *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg., *Cetraria fastigiata* (Del. ex Nyl.) Kärnef., *C. nivalis* (L.) Ach., *Cladonia gracilis* (L.) Willd., *Lecidea assimilata* Nyl., *Parmelia infumata* Nyl., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd., *P. rufescens* (Weis.) Humb., *P. scabrosa* Th. Fr., *Physcia caesia* (Hoffm.) Hampe, *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Placolecanora alphoplaca* (Wahlenb.) Räs., *Rhizocarpon disporum* (Naeg.) Müll. Arg., *Solorina saccata* (L.) Ach., *Stereocaulon arenarium* (Savicz) M. Lamb., *Xanthoria sorediata* (Vain.) Poelt. С учетом литературных данных в общем списке лишайников архипелага Северная Земля насчитывается 97 видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Андреев М. П.* О лишайниках

с Северной Земли // Нов. сист. низш. раст. 1983. Т. 20. С. 139—141. — *Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В.* Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 54—60. — *Жукова А. Л.* Флористический анализ печеночных мхов (*Hepaticae*) Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 4. С. 528—539. — *Короткевич Е. С.* Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663. — *Савич Л. И.* Мхи архипелага Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе, собранные В. П. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов» // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1936. Сер. 2. Вып. 3. С. 505—578. — *Ходачек Е. А.* Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1628—1638. — *Schuster R. M., Steere W. C., Thomson J. W.* The terrestrial cryptogams of Northern Ellesmere Island // Bull. Nat. Mus. Canada. 1959. N 164. P. 1—132.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 31 III 1992

УДК 581.9 (571.511)

И. Н. Сафронова

О ФЛОРЕ ОСТРОВА БОЛЬШЕВИК (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

I. N. SAFRONOVA. ON THE FLORA OF THE BOLSHEVIK ISLAND (THE SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Приведен аннотированный список 59 видов, произрастающих в северо-западной части о-ва Большевик. На острове впервые собрано 24 вида цветковых растений; 17 из них ранее не отмечались на данном острове, 7 — ни на одном из островов архипелага. Таким образом, согласно опубликованным материалам и новым сборам, во флоре о-ва Большевик насчитывается 66, а во флоре архипелага Северная Земля — 87 видов.

О-в Большевик (более 11 тыс. км^2) — самый южный и второй по величине после о-ва Октябрьской Революции остров в архипелаге Северная Земля, расположенном к северу от п-ова Таймыр (Семенов, 1970). В ботаническом отношении о-в Большевик изучен недостаточно. Первый список сосудистых растений, состоящий из 54 видов (для всего архипелага), был опубликован Е. С. Короткевичем в 1958 г. В этом списке для о-ва Большевик отмечено 40 видов. С тех пор новых данных о флоре и растительности острова в литературе не появлялось.

Автор данной статьи в июле—августе 1991 г. в составе отряда Института охраны природы и заповедного дела (Москва) провела флористические исследования северо-западной части острова (занимающей примерно 1/5 всей его площади), между 78°55′ и 79°25′ с. ш., ограниченной на западе проливом Шокальского, на востоке — заливом Ахматова, на юге — оз. Спартаковским.

Северная половина данной территории имеет равнинный рельеф с абсолютными высотами 20—50 м над ур. м., южная — занята низкогорными массивами высотой 300—500 м над ур. м., сложенными главным образом палеозойскими песчаниками и сланцами. Эти горы частично закрыты ледниками.

Каменистость и щебнистость поверхности чрезвычайно характерны как для гор, так и для равнин и являются одной из причин сильной разреженности растительного покрова. Склоны гор (крутые, сильно каменистые, местами со скалистыми выходами коренных пород) практически лишены растительности. На них встречаются лишь единичные цветковые растения (*Papaver polare, Saxifraga cespitosa, S. cernua, S. serpyllifolia*), к углублениям приурочены небольшие по размерам моховые и травяно(*Papaver polare, Stellaria edwardsii*)-моховые сообщества. Широко распространены накипные лишайники, которыми почти сплошь покрыты камни.

На платообразных вершинах гор и на равнинах господствуют полигональные тундры с полигонами разных размеров и форм. Наибольшим разнообразием

растительных сообществ характеризуются подгорные увалистые и плоские равнины, террасы крупных рек. Основу растительного покрова составляют травяно-лишайниково-моховые и травяно-мохово-лишайниковые полигональные щебнистые, щебнисто-каменистые и каменистые тундры. Из цветковых растений здесь обильны *Papaver polare, Saxifraga cespitosa, S. serpyllifolia, S. nivalis, Cerastium bialynickyi, Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum, Draba kjellmanii,* местами встречается *Minuartia macrocarpa,* на дренированных местах к перечисленным видам добавляются *Saxifraga oppositifolia, Poa abbreviata,* на влажных — *Saxifraga cernua, Stellaria edwardsii, Poa arctica, Luzula confusa.* По наиболее каменистым типам местообитаний широко распространены новосиеверсиевые (*Novosieversia glacialis*) сообщества. Характерным элементом растительного покрова данной части острова являются дриадово(*Dryas punctata*)-мохово-лишайниковые и дриадово-ивково(*Salix polaris, Dryas punctata*)-мохово-лишайниковые крупнополигональные каменистые, очень разреженные тундровые сообщества.

Многочисленны фипсиевые (*Phippsia algida*), злаково(*Deschampsia glauca, Alopecurus alpinus, Phippsia algida*)-моховые ценозы. Они часто имеют кочкарную структуру и всегда связаны с сильно переувлажненными типами местообитаний в верховьях ручьев, не имеющих вреза, где обычно более развиты и содержат меньше щебня накопления мелкозема. В долинах рек на галечниках формируются маковые (*Papaver polare*), травяные (*Stellaria edwardsii, Papaver polare*), травяно-моховые сообщества. Иногда *Stellaria edwardsii* образует сомкнутый покров, в котором единично встречаются *Luzula confusa, Papaver polare.*

В районе работ собрано 59 видов цветковых растений. Из указанных Е. С. Короткевичем (1958) для о-ва Большевик 40 видов не найдено 7: *Salix reptans, S. reptans* × *S. arctica, Ranunculus nivalis, Braya purpurascens, Draba macrocarpa, Lagotis minor, Artemisia borealis* subsp. *richardsoniana.* В то же время его список дополнен 24 наименованиями, из которых 7 — виды, впервые собранные на архипелаге (отмечены в списке двумя звездочками), 17 — виды, ранее не указывавшиеся для данного острова (отмечены в списке одной звездочкой).

В целом во флоре о-ва Большевик в настоящий момент насчитывается 66 видов. Далее представлен аннотированный список видов, встречающихся в северо-западной части острова. Семейства в списке расположены по системе Энглера; роды и виды приведены в алфавитном порядке. Названия видов даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981) и «Арктической флорой СССР» (1963, 1966, 1971, 1984).

Alopecurus alpinus Smith var. *alpinus* — обычно; встречается в разнообразных сообществах в разного типа местообитаниях.

**Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. — нечасто; характерный вид для равнин в восточной части исследованного района; встречается по мокрым злаково-моховым тундрам; произрастает группами. На о-ве Октябрьской Революции очень редок.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. — редко; единичные экземпляры; в переувлажненных типах местообитаний в злаково-моховых сообществах.

**D. glauca* C. Hartm. — обычно; обилен в мокрых злаково-моховых тундрах по ручьям; небольшое участие принимает во влажных травяно-лишайниково-моховых тундрах.

Dupontia fisheri R. Br. — редко; характерен для равнин в восточной части района; образует небольшие по размерам дюпонтиевые сообщества по мокрым типам местообитаний.

***Festuca viviparoidea* Krajina ex Pavlick — редко; по сухим местообитаниям в травяно-мохово-лишайниковых сообществах.

***Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — редко; в каменистых полигональных травяно-лишайниковых сообществах или единичными дернинками по трещинам между камней.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. — распространенный вид; по мокрым типам местообитаний; часто образует фипсиевые, фипсиево-моховые сообщества или принимает участие в составе злаково-моховых кочкарных тундр.

**Poa abbreviata* R. Br. — распространенный вид; часто; по сухим травяно-мохово-лишайниковым полигональным каменисто-щебнистым и щебнистым тундрам и на песчано-галечниковых отложениях; в сообществах, как правило, обилен.

***P. abbreviata* R. Br. subsp. *jordalii* (A. Pors.) Hult. — нередко; на каменистых россыпях, в сухих травяно-лишайниковых каменистых и щебнисто-каменистых полигональных сильно разреженных тундрах.

P. alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena* Blytt — редко; в местах произрастания встречается в небольшом количестве; в разнотравно-моховых каменисто-щебнистых тундрах.

**P. alpigena* (Blytt) Lindm. var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand. — редко, но чаще, чем предыдущий вид; тоже в небольшом количестве. Приурочен в основном к травяно-лишайниково-моховым полигональным щебнистым тундрам, но может встречаться и во влажных, даже мокрых типах местообитаний вдоль ручьев в травяно-моховых сообществах.

**P. arctica* R. Br. — распространенный вид; главным образом в травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых тундрах на подгорных равнинах; произрастает небольшими клонами. На о-ве Октябрьской Революции встречается редко.

***P. pseudoabbreviata* Roshev. — собран 1 раз в 35 км к югу от мыса Песчаного в травяно-лишайниково-моховой полигональной щебнистой тундре.

**Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. — редко; в травяно-моховых сообществах в переувлажненных местообитаниях. На о-ве Октябрьской Революции встречается довольно часто.

**Carex ensifolia* Turcz. ex V. Krecz. subsp. *arctisibirica* Jurtz. — редко; образует небольшие по размерам (1×0.5 м^2) сомкнутые клоны в восточной части района.

Juncus biglumis L. — редко; в долине р. Базовой в переувлажненных местообитаниях в травяно-моховых сообществах.

Luzula confusa Lindeb. — распространенный вид; принимает участие в разнообразных сообществах травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых тундр, в травяно-лишайниковых полигональных каменистых тундрах. Образует ожиковые сообщества по нижним частям склонов гор и внутренним долинам рек. На о-ве Октябрьской Революции очень редок.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — очень часто и обильно; в травяно-лишайниково-моховых влажных щебнистых полигональных тундрах. Значительно более обилен, чем на о-ве Октябрьской Революции.

Salix arctica Pall. — собран 1 раз в 20 км к юго-западу от мыса Баранова на южном берегу бухты Амба в ивково(*S. polaris*)-лишайниково-моховой щебнисто-каменистой тундре.

S. polaris Wahlenb. — встречается не очень часто; обильно; по каменистым равнинам и увалам в разреженных ивковых, дриадово-ивковых, разнотравно-ивково-лишайниковых крупнополигональных тундрах.

Oxyria digyna (L.) Hill — нередко; в восточной части района на песчано-галечниковых отложениях, в травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых тундрах на высоких равнинах. Встречается в западной части района на берегу бухты Амба у мыса Визе; в целом нечасто, но постоянно, в небольшом количестве.

Cerastium bialynickii Tolm. — распространенное растение; довольно обильно; встречается на дренированных местообитаниях в травяно-мохово-лишайниковых полигональных щебнистых и каменисто-щебнистых тундрах.

**C. regelii* Ostenf. subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. — довольно часто и обильно; по влажным и мокрым типам местообитаний в фипсиевых и фипсиево-

моховых, травяно-моховых, злаково-моховых, травяно-лишайниково-моховых щебнистых сообществах.

**C. regelii* Ostenf. subsp. *regelii* — распространен так же, как предыдущий вид.

***Gastrolychnis affinis* (Vahl) Tolm. et Kozh. — нечасто; в местах произрастания довольно обильно; в основном в сухих травяно-мохово-лишайниковых полигональных каменисто-щебнистых тундрах, на песчано-галечниковых отложениях, реже — во влажных травяно-лишайниково-моховых тундрах. Распространен в восточной части района.

**Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — нечасто; обильно; одно из доминирующих растений травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых тундр в восточной части района.

**M. rubella* (Wahlenb.) Hiern — редко; в небольшом количестве; в ивковых, новосиеверсиево-мохово-лишайниковых каменистых тундрах в хорошо дренированных местообитаниях.

***Stellaria ciliatosepala* Trautv. — редко (встречен 1 раз); в восточной части района в 35 км к югу от мыса Песчаный в травяно-лишайниково-моховой полигональной щебнистой тундре.

**S. crassipes* Hult. — редко (собран 1 раз); в восточной части района в 40 км к югу от мыса Песчаный в разнотравно-мохово-лишайниковой полигональной щебнистой сухой тундре.

S. edwardsii R. Br. — распространенное растение; обильно. Одно из доминирующих в этой части острова. Принимает участие почти во всех сообществах в разнообразных типах местообитаний. Повсеместно образует сообщества по галечникам вдоль русел.

Ranunculus sabinii R. Br. — редко; в небольшом количестве; в разнотравно-лишайниково-моховых каменисто-щебнистых тундрах.

R. sulphureus C. J. Phipps — довольно обычно; часто бывает обилен; в травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых влажных тундрах.

Papaver polare (Tolm.) Perf. — одно из доминирующих и аспектирующих растений; в разнообразных сообществах; повсеместно обилен.

Cardamine bellidifolia L. — распространенный вид; довольно обилен; встречается во влажных травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых тундрах и на песчано-галечниковых отложениях.

Cochlearia groenlandica L. — очень редко; встречен только в западной части района в 10 км к юго-западу от мыса Баранова на каменисто-щебнистом склоне вдоль водотока.

Draba alpina L. — довольно часто; по каменистым типам местообитаний в травяно-мохово-лишайниковых, ивково-мохово-лишайниковых сухих тундрах.

***D. fladnizensis* Wulf. — нечасто; в восточной части района; в травяно-лишайниково-моховых полигональных щебнистых сухих и в ивково-травяно-моховых каменистых тундрах.

**D. kjellmanii* Lid ex Ekman — распространенное растение; приурочено к травяно-лишайниково-моховым каменисто-щебнистым тундрам.

D. oblongata R. Br. ex DC. — довольно часто; в травяно-лишайниково-моховых, ивково-травяно-моховых полигональных каменисто-щебнистых тундрах, среди единичных растений по каменистым склонам.

**D. pauciflora* R. Br. — часто; в травяно-лишайниково-моховых полигональных каменисто-щебнистых тундрах, в ивково-новосиеверсиево-дриадовых каменистых сухих тундрах, среди единичных растений по каменистым склонам.

**D. pseudopilosa* Pohle — часто; в восточной части района; в травяно-лишайниково-моховых полигональных каменисто-щебнистых тундрах, ивково-новосиеверсиево-дриадовых мохово-лишайниковых каменистых сухих тундрах, на каменистых россыпях.

D. subcapitata Simm. — распространенное растение; в травяно-мохово-лишайниковых полигональных каменисто-щебнистых тундрах, в ивково-но-

восиеверсиево-дриадовых мохово-лишайниковых каменистых сухих тундрах, на каменистых склонах, среди единичных растений, на каменистых россыпях, на песчано-галечниковых отложениях.

Neuroloma nudicaule (L.) DC. — собран 1 раз в ивково-новосиеверсиево-дриадовой мохово-лишайниковой полигональной каменистой сухой тундре на склоне горы по северному берегу оз. Спартаковского.

Saxifraga cernua L. — распространенный вид; обилен; в разнообразных сообществах. Один из пионерных видов, появляющихся среди камней и на галечниках в верховьях ручьев.

S. cespitosa L. — один из доминирующих распространенных и обильных видов; в разнообразных сообществах, за исключением приуроченных к сильно переувлажненным местообитаниям.

S. foliolosa R. Br. — редко; в небольшом количестве; в мокрых травяно-моховых полигональных тундрах.

S. hyperborea R. Br. — нечасто; в небольшом количестве; в мокрых травяно-моховых сообществах по ручьям.

S. nivalis L. — нередко; в небольшом количестве; в разнообразных травяно-лишайниково-моховых сообществах.

S. oppositifolia L. subsp. *oppositifolia* — распространенный вид, но встречается нечасто; обилен в сухих травяно-мохово-лишайниковых полигональных каменисто-щебнистых и каменистых тундрах, на песчано-галечниковых отложениях, на песчано-галечниковых отмелях.

S. platysepala (Trautv.) Tolm. — нечасто; встречается группами; в разнотравно-мохово-лишайниковых полигональных щебнистых тундрах.

S. serpyllifolia Pursh subsp. *glutinosa* (Sipl.) Ju. Kozhevn. — часто; в значительном количестве; в разнообразных травяно-мохово-лишайниковых полигональных каменистых и каменисто-щебнистых тундрах.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith — часто; в небольшом количестве; в мокрых травяно-моховых полигональных тундрах.

Dryas punctata Juz. — распространенный вид; нечасто; обилен; в полигональных каменистых тундрах; образует сообщества или является содоминантом в ивковых и новосиеверсиевых мохово-лишайниковых ценозах.

**D.* × *vagans* Juz. — нечасто; встречается вместе с *D. punctata* в небольшом количестве.

Novosieversia glacialis (Adam) F. Bolle — распространенный вид; встречается довольно часто; обилен в разнотравно-лишайниковых полигональных каменистых тундрах; содоминирует в дриадовых и ивковых мохово-лишайниковых каменистых тундрах.

Potentilla hyparctica Malte — распространенный вид; встречается довольно часто; обилен в разнотравно-мохово-лишайниковых полигональных каменистых тундрах.

**Androsace triflora* Adam — нечасто; встречается группами; в ивково-новосиеверсиево-дриадовых мохово-лишайниковых сухих тундрах, на каменистых россыпях, на песчано-галечниковых отложениях.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *pulvinatum* Petrovsky — распространенный вид; обилен; местами аспектирует; в разнотравно-лишайниковых щебнистых, разнотравно-мохово-лишайниковых полигональных каменисто-щебнистых сухих тундрах; изредка встречается во влажных местах.

При сравнении списков флор о-ва Большевик и расположенного севернее самого крупного в архипелаге наиболее изученного о-ва Октябрьской Революции выявлено, что на последнем отсутствует 10 видов, встреченных на о-ве Большевик, в то время как на о-ве Большевик пока не найден 21 вид из собранных на о-ве Октябрьской Революции.

Интересно отметить проникновение на о-в Большевик ряда более южных видов, характерных для арктических тундр. И если одни из них, такие как *Hierochloë alpina*, встречаются редко, то другие, такие как *Minuartia macrocarpa, Novosieversia glacialis*, играют очень заметную роль в растительном покрове, являясь доминирующими и содоминирующими растениями в составе сообществ.

Для архипелага Северная Земля до сих пор было известно 80 видов (Арктическая..., 1963, 1966, 1971, 1984; Сафронова, 1981; Александрова, 1983). Е. А. Ходачек (1986) приводит еще 1 вид — *Sparganium hyperboreum* Laest. — по сборам М. В. Гаврило (ААНИИ, Санкт-Петербург). К сожалению, при определении гербарного материала, собранного в вегетативном состоянии, произошла ошибка, и данный вид не следует включать в список (переопределен Н. Н. Цвелевым, БИН РАН, Санкт-Петербург). Благодаря находкам на о-ве Большевик список флоры архипелага пополнился 7 видами, и в настоящее время в нем насчитывается 87 видов цветковых растений.

В заключение автор благодарит сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН Б. А. Юрцева и В. В. Петровского за помощь в определении гербария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л : Наука, 1983. 142 с. — *Арктическая* флора СССР. Л.: Наука, 1963. Т. 4. 95 с.; 1966. Т. 5. 207 с.; 1971. Т. 6. 247 с.; 1984. Т. 9. Ч. I. 333 с. — *Короткевич Е. С.* Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663. — *Сафронова И. Н.* Флора о. Октябрьской Революции // Тр. Арктич. и Антарктич. науч.-иссл. ин-та. 1981. Т. 367. С. 142—150. — *Семенов И. В.* Северная Земля // Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука, 1970. С. 391—421. — *Ходачек Е. А.* Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1628—1638. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 V 1992

УДК 582.522 (477.8)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 2

В. П. Ткачик

ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА *TYPHA* (*TYPHACEAE*) В ПРИКАРПАТЬЕ

V. P. TKACHIK. THE SPECIES COMPOSITION, DISTRIBUTION AND MODIFICATION VARIABILITY OF THE SPECIES OF THE GENUS *TYPHA* (*TYPHACEAE*) IN THE CARPATHIANS REGION

Изложены результаты исследования видового состава, распространения, условий произрастания и изменчивости видов рода *Typha* в Прикарпатье. Впервые для этого региона приведены *T. australis*, *T. caspica* и *T. pontica*. Описаны новая разновидность *T. latifolia* var. *obconica* и 2 антропогенные расы (proles antropogena), толерантные к хлорнатриевому и хлормагниевому засолению.

В разные периоды разными авторами (Федченко, 1934; Победимова, 1949, 1950, 1964; Вісюліна, 1950; Артемчук, Шеляг-Сосонко, 1959; Клоков, Краснова, 1972; Краснова, 1976, 1987; Цвелев, 1984; и др.) для территории бывшего СССР приводился 21 вид рогозов. Однако с таким числом видов род *Typha* L. не принимается ни одним из исследователей. Так, Т. Г. Леонова (1976, 1979) для европейской части СССР приводила 8, а С. К. Черепанов (1981) для всей

территории СССР — 12 видов. Различные подходы авторов к объему этого рода обусловлены многими субъективными и объективными причинами. Как отмечает Е. Г. Победимова (1949), в понимание вида в роде *Typha* разные систематики вкладывают разные критерии, что является субъективной причиной изменения объема рода. К объективным причинам следует отнести особенности биологии рогозов: широкую амплитуду приспосабливаемости к эдафическим условиям, большую полиморфность и легкость межвидовой гибридизации. Антропогенные изменения ландшафтов, сопровождающиеся значительными изменениями гидрологического и минерального режимов почв, содействуют расширению границ естественных ареалов и играют большую роль в сближении локальных популяций. В местах общего произрастания разных видов, их разновидностей и форм образуются многочисленные гибриды, которые иногда отождествляются с видами, либо группы родственных видов и их гибриды, т. е. сингамеоны, принимаются за виды. Анализируя обширный гербарный материал и многочисленные публикации, мы пришли к выводу, что наиболее стабильными у рогозов, произрастающих в естественных условиях, являются параметры органов цветка. Род *Typha* изучался нами в Прикарпатье, которое характеризуется большим разнообразием почвенно-климатических и гидрологических условий (Койнов, 1973; Канивец, 1979), а также наличием значительного количества ландшафтов, подвергшихся антропогенным изменениям.

Ряд исследователей приводит для Прикарпатья 2 вида рогозов — *T. latifolia* L. и *T. angustifolia* L. (Вісюліна, 1940, 1950; Володченко, 1965; Краснова, 1987; и др.). Леонова (1976) без указаний на конкретные местонахождения приводит для Прикарпатья *T. schuttleworthii* Koch. et Sond., который F. Lilienfeldówna (1919), І. В. Артемчук и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1959), а также другие исследователи принимают как *T. betulona* Costa. О. П. Мриньский (1977) указывает в окр. с. Дуба Рожнятовского р-на Ивано-Франковской обл. местонахождение *T. laxmannii* Lepech. В гербариях Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины, Львовского, Черновицкого и Ужгородского университетов, Львовского природоведческого музея АН Украины образцы рогозов с Прикарпатья либо отсутствуют, либо имеются в очень малом количестве. Собранный материал и проведенные исследования дают возможность пополнить знания о рогозах Прикарпатья. Нами установлено, что здесь обитают 7 видов рода *Typha* L., сведения о которых приводим далее.

1. *Typha latifolia* L.
(рис. 1)

Произрастает на открытых болотах, по берегам рек, озер и прудов, в промышленных и мелиоративных канавах, в придорожных рвах, на заболоченных местах других измененных человеком ландшафтов. Встречается часто по всему Прикарпатью. Изредка образует заросли площадью 0.5—3.0 (5.0) га. Собран в 35 местонахождениях.

Изменчивость. Исследованы признаки 500 экземпляров рогозов из 10 местообитаний. В первую очередь обращалось внимание на отношение длины тычиночного соцветия к длине пестичного. Эта величина колеблется в пределах 0.2—2.0 и не может быть надежным признаком при определении вида (см. таблицу; рис. 2).

Интересным типом изменчивости соцветий является образование на одном растении двух пестичных початков (рис. 3, 4). В большинстве случаев початки почти равные, примыкают друг к другу либо отделены голым промежутком оси 0.5—2.0 см дл. Только на единичных экземплярах голый промежуток оси достигает 10—15 см. В таких случаях нижний початок, как правило, частично редуцированный. На верхнем пестичном соцветии по всей его длине нередко размещена часть



Рис. 1. Соцветие *Typha latifolia* (окр. с. Крукеница Мостиского р-на Львовской обл.).

Соотношение длин тычиночного и пестичного соцветий у видов рода *Typha*

Виды	Величины соотношений длин тычиночного и пестичного соцветий					
	0.25—0.49	0.50—0.74	0.75—0.99	4.00—1.25	1.25—1.49	1.50—2.00
	Количество особей, %					
T. latifolia L.	0.2	15.2	35.6	34.2	9.6	5.2
T. latifolia var. *obconica*		92.3	7.7			
T. schuttleworthii	97.0	3.0				

Примечание. У 16.8% особей всех 3 видов длина тычиночного и пестичного соцветий одинакова.

тычиночных цветков. Иногда встречаются единичные растения только с тычиночным соцветием. Среди особей *T. latifolia* имеются также растения со спирально скрученной частью пестичного початка (верхней или нижней). Реже бывает спиральным целый початок. Нами отмечались также особи с двумя пестичными початками, размещенными параллельно друг другу (рис. 5). Образовались они вследствие вертикального деления оси початка на ранней стадии развития соцветий.

Экземпляры с явными отклонениями от типичной формы имеют, как правило, общее корневище с нормальными растениями. Изменчивость чаще наблюдается в растениях, обитающих на синантропных ландшафтах.

В окр. пгт Рожнятов отмечена популяция *T. latifolia*, все особи которой значительно отличались от растений этого вида из других местонахождений. Мы считаем целесообразным выделить их в отдельную разновидность.

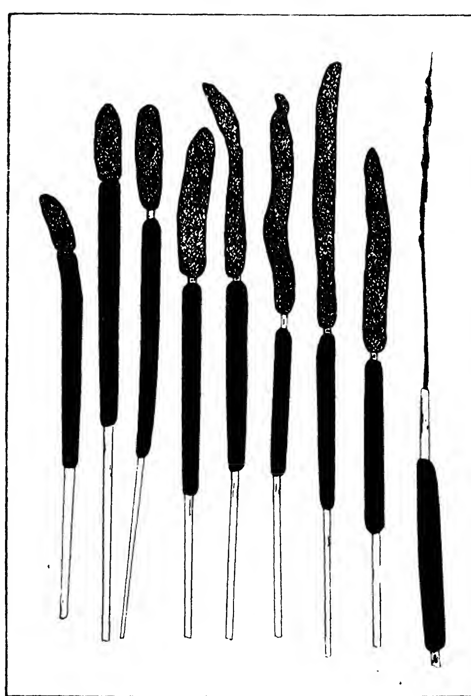


Рис. 2. Изменчивость длины тычиночного соцветия *Typha latifolia*.

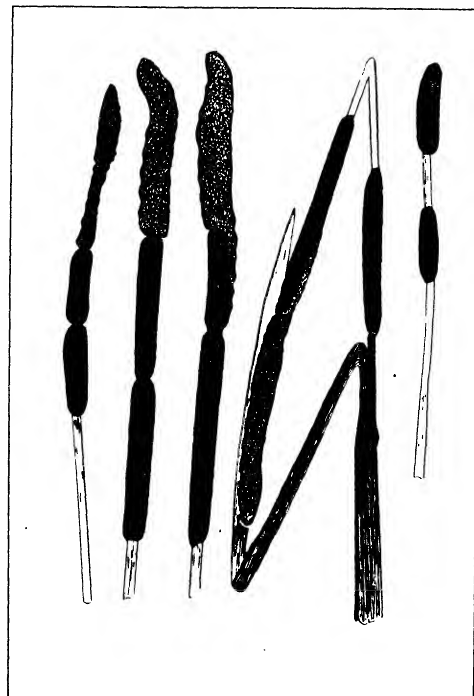


Рис. 3. Разные формы соцветий *Typha latifolia* с двумя пестичными початками.

T. latifolia var. obconica Tkachik var. nov. (рис. 6). — Caules 185—235 cm alti. Folia 1.4—2.6 cm lata. Spica mascula 14—19 cm longa, feminea 17—26 cm longa, 2.1—2.6 cm in diametro (in parte incrassata), ambitu obconica, apice breviter acuminata, post anthesin nigra. Fl. 20 VI—10 VII.

Typus. Ucraina, prov. Ivano-Francovensis, opp. Rozhnatov, lacus juxta flumen Czeczva, 16 IX 1980, V. Tkachik (LWS).

A *T. latifolia* var. *latifolia* spicis femineis obconiciformeis, faciis nigris, spicis masculis femineis semper 1.5—2.0-plo minoraibus differt.

Стебель 185—235 см выс. Листья 1.4—2.6 см шир. Тычиночное соцветие 14—19 см дл., в 1.5—2.0 раза короче пестичного. Пестичное соцветие 17—26 см дл., 2.1—2.6 см в диам. (в утолщенной части), обратноконическое, в верхней части короткозаостренное, после цветения черное. Цв. 20 VI—10 VII.

Тип. Украина, Ивано-Франковская обл., пгт Рожнятов, в озере вблизи р. Чечва, 16 IX 1980, В. Ткачик (LWS).

От типичного *T. latifolia* отличается обратноконической формой пестичного соцветия и черной поверхностью спелого початка.

Общее распространение достаточно не выяснено. Вероятно, это реликтовая разновидность, возникшая в процессе эволюции *T. latifolia* в предгорьях Карпат и являющаяся его тупиковой дивергентной ветвью. В Гербарии Ужгородского университета мы видели единственный экземпляр, аналогичный описанной разновидности, собранный неизвестным коллектором в окр. с. Малый Березный Перечинского р-на Закарпатской обл. во время цветения (6 VII 1976).

Параметры соотношения длин тычиночного и пестичного соцветий новой разновидности (см. таблицу) находятся в пределах модификационной изменчивости типового *T. latifolia*, однако пик изменчивости имеет значительное отклонение и занимает промежуточное положение между пиком изменчивости типичных экземпляров *T. latifolia* и *T. schuttleworthii*.

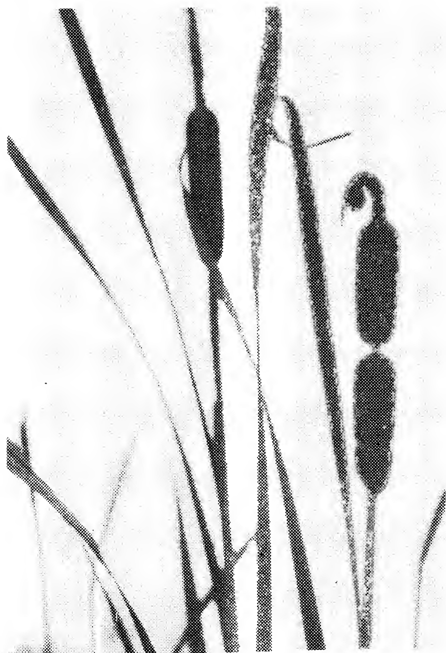


Рис. 4. Соцветие *Typha latifolia* с двумя пестичными початками (окр. г. Калуш Ивано-Франковской обл.).

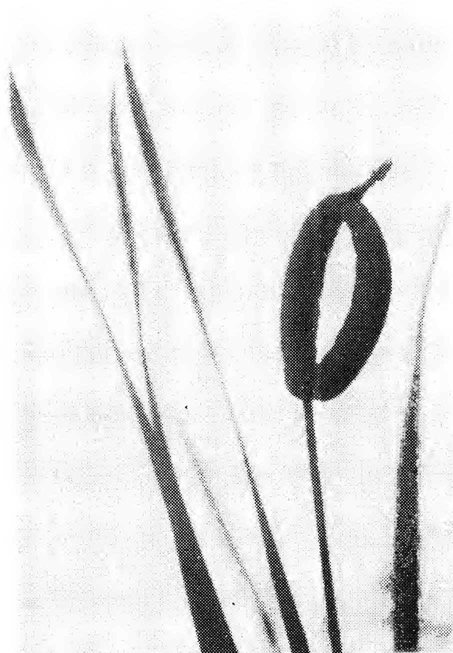


Рис. 5. Соцветие *Typha latifolia* с двумя параллельно размещенными пестичными початками (окр. г. Калуш Ивано-Франковской обл.).

2. *T. schuttleworthii* Kock. et Sond.
(рис. 7)

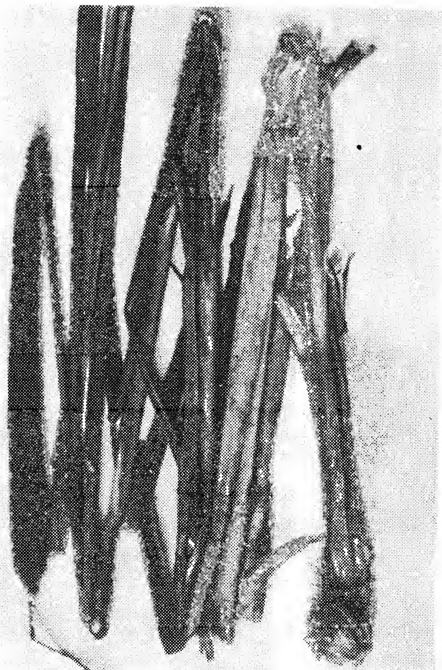
Произрастает в заплавах рек, реже — в мелиоративных каналах и на других синантропных образованиях. Встречается редко в Покутском и Буковинском Прикарпатье. Образует небольшие заросли площадью до нескольких десятков квадратных метров. Был собран в 9 местонахождениях (Ивано-Франковская обл.: Калушский р-н, окр. с. Грабовка; Богородчанский р-н, окр. сел Дзвиняч, Космач, Саджава; Черновицкая обл.: Сторожинецкий р-н, окр. сел Глубичок, Ропча, Клиновка; Глыбокский р-н, окр. сел Карапчев, Купка).

Изменчивость. Исследованы параметры 100 экземпляров *T. schuttleworthii.* Растения были собраны во всех вышеуказанных местонахождениях. Величина соотношения длин тычиночного и пестичного соцветий колеблется в пределах 0.24—0.54 (см. таблицу). Высота растений находится в пределах (70) 144—197 см. Ширина листьев изменяется от 0.9 до 2.1 см. Наименьшие значения высоты растений и длины пестичных початков наблюдаются у особей, произрастающих в тенистых местах (в зарослях ивы, ольхи и пр.). Отмечена максимальная длина пестичных початков — 25 см [для большинства исследованных растений (82%) она составляет 14—18 см].

У отдельных экземпляров наблюдается незначительное утолщение верхней части пестичного соцветия во время плодоношения. Во время цветения почти все растения имеют слабо выраженную обратноконическую форму. Как и у предыдущего вида, у *T. schuttleworthii* иногда наблюдается образование двух пестичных соцветий, размещенных один над другим.

В отечественной литературе приводятся противоречивые данные относительно морфологических особенностей *T. schuttleworthii.* Леонова (1976), в частности, сообщает, что у этого вида волоски гинофора короче рылец или равны им.

Рис. 6. Гербарный образец *Typha latifolia* L. var. *obconica* Tkachik (typus).



В. М. Клоков и А. М. Краснова (1972) считают, что у *T. schuttleworthii* волоски гинофора длиннее рылец. На этом основании Красновой описан вид *T. sibirica* A. Krasnova, одним из отличительных признаков которого являются волоски гинофора короче рылец. Отметим, что M. Kronfeld (1889), отождествляя *T. schuttleworthii* с *T. betulona*, приводит последний как форму *T. latofolia* — *T. latifolia* f. *betulona* (Costa) Kronf. и указывает для него только разницу в длине тычиночного и пестичного соцветий. По этому же принципу, но как самостоятельный вид *T. betulona* выделяет и Lilienfeldòwna (1919). В пределах доступной нам литературы мы можем считать, что большинство западных исследователей (Hegi, 1905; Dostal, 1950, 1954; Йорданов, 1963; Wàltera, 1980; Rothmaler, 1986) имеют единую точку зрения, считая, что у *T. schuttleworthii* волоски гинофора длиннее рылец (от этого поверхность пестичных початков приобретает серебристый оттенок). Такому описанию отвечают и наши сборы из вышеуказанных местонахождений.

В окр. с. Крукеница Самборского р-на Львовской обл. (Верхнеднестровское Прикарпатье) на частично мелиорированном евтрофном болоте отмечен локалитет рогозов, цветущие растения которых внешне идентичны *T. schuttleworthii*, но с волосками гинофора короче рылец. Аналогичный экземпляр рогоза, собранный в окр. г. Львова, имеется в Гербарии Львовского университета. Единично такие же растения изредка встречаются в локалитетах *T. latifolia* и вписываются в границы модификационной изменчивости последнего.



3. *T. caspica* Pobed.

Произрастает в заплавах рек, по берегам прудов, иногда в воде. Собран в 2 местонахождениях в южной части Буковинского Прикарпатья: Черновицкая обл., Сторожинецкий р-н, окр. с. Глубычок; Глыбокский р-н, окр. с. Купка.

Один из критических видов, является древнесредиземноморской географичес-

Рис. 7. Соцветие *Typha schuttleworthii* во время цветения (окр. с. Саджава Богородчанского р-на Ивано-Франковской обл.).



Рис. 8. Соцветие *Typha laxmannii* грушевидной формы (окр. г. Калуш Ивано-Франковской обл.).

кой расой *T. latifolia*. Краснова (1987) указывает для него: пестичное соцветие толстоцилиндрическое, булавовидное, светло-коричневой окраски; листья линейные, 5—13 мм шир. Идентификация прикарпатских рогозов произведена в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного с экземплярами *T. caspica* из Крыма. Изменчивость вида в условиях Прикарпатья не изучалась, так как предварительно он принимался за отдельную форму *T. latifolia*.

Д. Б. Дубина и Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1989) приводят *T. caspica* для Причерноморских плавней, в том числе для устья р. Дунай, куда впадает р. Сирет, в северной части бассейна которой этот вид собран нами. По-видимому, на юге Прикарпатья проходит северная граница естественного ареала *T. caspica*.

4. *T. laxmannii* Lepech.

Произрастает в промышленных каналах, в придорожных рвах, на заболоченных и засоленных лугах. Адвентивное растение.

Изменчивость. Изучение изменчивости *T. laxmannii* проводилось в окр. г. Калуш, т. е. на территориях, сильно загрязненных промышленными и горнорудными отходами. На протяжении более 100 лет здесь наблюдается хлорнатриевое, а в последние 30 лет и хлормагниевое засоление грунтовых вод. Освоение *T. laxmannii* новых субстратов привело к интенсивной микроэволюции в пределах вида, что в конечном результате способствовало появлению новых его рас. Аналогичные явления описаны для *Agrostis tenuis* Sibth. (McNeilly, Bradskaw, 1968), *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Vaccinium uliginosum* L. и ряда других видов (Горчаковский, Шурова, 1982; Вахромеева, 1988). Расы, появление которых связано с субстратами антропогенного происхождения, получили название антропогенных (proles anthropogena). Для исследований нами предварительно были выделены 3 группы популяций рогозов, особи которых имеют визуально различимые габитусы. Исследованы параметры 750 особей (по 250 особей в каждой из 3 групп). Наряду с изменениями в вегетативной части у них наблюдались значительные изменения в строении цветка. В частности, раса, толерантная к хлормагниевому засолению, отличается от типичного *T. laxmannii* длиной пестичного столбика, который в 2.0—2.5 раза короче рыльца, и короткосуженным к краям пестичным соцветием. Тычиночное соцветие не более чем в 1.5—2.0 раза длиннее пестичного.

Раса, толерантная к хлорнатриевому засолению, отличается от типичного *T. laxmannii* короткими волосками гинофора, которые наполовину короче пестичного столбика, значительно бóльшим пестичным соцветием и тычиночным соцветием, которое не более чем в 2 раза длиннее пестичного.

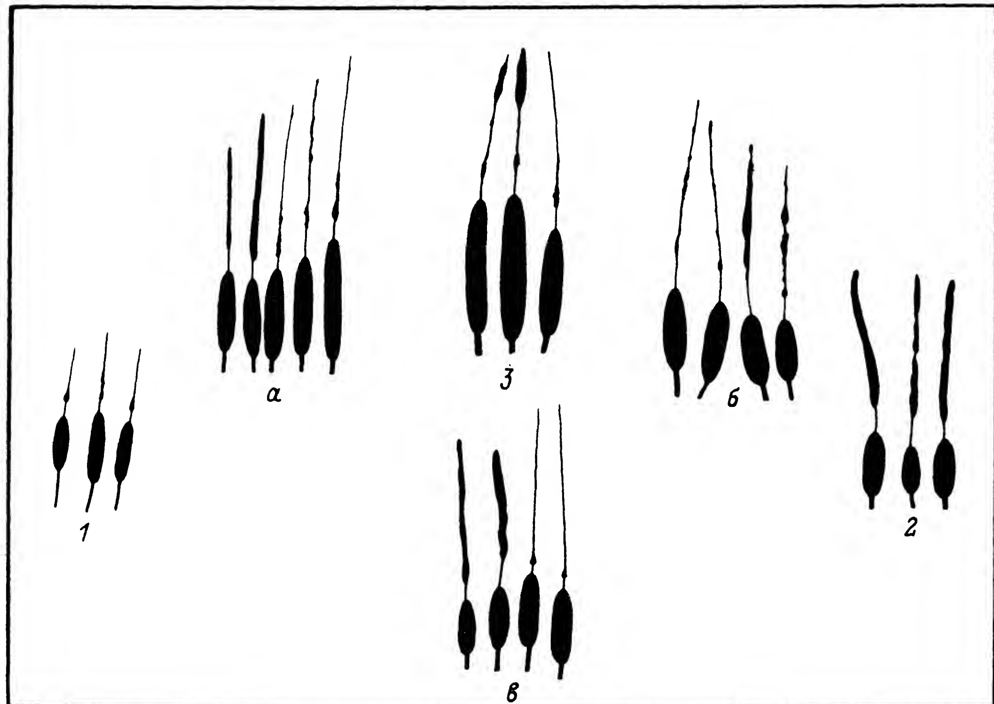


Рис. 9. Соцветия *Typha laxmannii* (*2*), его антропогенных рас, толерантных к хлормагниевому (*1*) и хлорнатриевому (*3*) засолению, и переходных форм между ними (*а—в*).

У многих растений *T. laxmannii* вследствие недоразвитости части цветков наблюдается образование пестичных соцветий грушевидной формы (рис. 8). Между типичным *T. laxmannii* и его антропогенными расами существует ряд переходных форм (рис. 9).

В Прикарпатье нами выявлен также гибрид *T. laxmannii* × *T. latifolia* (в промышленных каналах окр. г. Калуш, 13 IX 1980, В. Ткачик): листья 0.6—0.8 см шир.; пестичное соцветие тонкоцилиндрическое, 0.8—1.2 см в диам.; тычиночное соцветие несколько длиннее пестичного, не отделено либо отделено от него голым промежутком оси 0.1—0.5 см дл.

5. *T. pontica* Klok. et A. Krasnova

Произрастает по берегам рек, на влажных засоленных лугах, в промышленных каналах и в придорожных рвах, на других заболоченных синантропных ландшафтах. В естественных условиях найден в Буковине, где, по всей видимости, проходит северная граница его ареала. В Покутском Прикарпатье распространен исключительно как адвентивное растение. Собран в 7 местонахождениях (Ивано-Франковская обл.: Калушский р-н, окр. г. Калуш и сел Пийло, Боднаров; Богородчанский р-н, окр. сел Космач, Давиняч; Тысменицкий р-н, окр. пгт Старый Лисец; Черновицкая обл.: Сторожинецкий р-н, окр. с. Ропча).

Изменчивость. Исследованы параметры 250 особей из окр. г. Калуш, где имеются большие заросли *T. pontica*. Параметры изменчивости основных органов находятся, как правило, в пределах диагностических признаков, приведенных авторами вида (Клоков, Краснова, 1972). Однако имеются и некоторые

отклонения. Так, в условиях Прикарпатья пестичные соцветия более тонкие и несколько длиннее, а голые промежутки оси между тычиночным и пестичным соцветиями короче.

Клоков, Краснова (1972), описывая *T. pontica*, указали на его родство с *T. foveolata* Pobed. Несколько позже А. П. Белавская и Т. Г. Леонова (1975) на основании проведенных ими исследований сделали вывод о том, что *T. foveolata* является осенней формой *T. angustifolia*. Это послужило причиной для отождествления с последним не только *T. foveolata*, но и *T. pontica*, хотя по внешнему облику *T. pontica* более близок к *T. laxmannii*, от которого отличается длиной пестичного и тычиночного соцветий, а также длиной голого промежутка оси между соцветиями.

У *T. pontica* также наблюдалось образование двух пестичных початков, однако значительно реже, чем у других исследованных видов. Несколько чаще отмечалось появление пестичных цветков в нижней части тычиночного соцветия.

6. *T. angustifolia* L.

Произрастает на заболоченных синантропных ландшафтах. Встречается очень редко. Собран в 2 местонахождениях в Покутском Прикарпатье: Ивано-Франковская обл., Богородчанский р-н, окр. сел Росильна, Космач.

Изучить изменчивость *T. angustifolia* в условиях Прикарпатья было невозможно, поскольку его цветущие растения встречаются в очень малом количестве.

7. *T. australis* Schum. et Thonn.

Произрастает по берегам прудов и озер, в заплавах рек, в промышленных и мелиоративных каналах, в придорожных рвах, на других заболоченных синантропных ландшафтах. Встречается по всему Прикарпатью. Образует заросли площадью 0.01—0.2, а на юге – до 3—5 га. Нами собран в 12 местонахождениях (Львовская обл.: Самборский р-н, окр. с. Верховцы; Старосамборский р-н, окр. г. Старый Самбор; Сколевский р-н, окр. с. Нижнее Синевидное; Ивано-Франковская обл.: Рожнятовский р-н, окр. пгт Рожнятов и с. Дуба; Калушский р-н, окр. г. Калуш и с. Вистовая; Надворнянский р-н, окр. г. Надворная; Черновицкая обл.: Сторожинецкий р-н, окр. сел Глубичок, Ропча; Глыбокский р-н, окр. с. Купка).

Изменчивость. Цветущие растения *T. australis* были найдены только в окрестностях городов Калуш, Надворная и сел Глубичок, Купка, где и проводились исследования их изменчивости. Изучены параметры 250 особей, из них у 21% особей тычиночное соцветие равно пестичному, у 45% – длиннее пестичного в 1.01—1.25 раза, у 7% – в 1.26—1.50 раза, а у 23% – короче в 0.01—0.25 раза. У 4% растений длина тычиночного соцветия превышала длину пестичного в 1.5—2.5 раза.

Длина голого промежутка оси между соцветиями колеблется в пределах 2.0—6.5 (9.5) см. У 7% исследованных особей она составляла 2.0—2.9 см, у 24% – 3.0—3.9, у 30% – 4.0—4.9, у 19% – 5.0—5.9, у 12% – 6.0—6.9 и у 3% – более 7 см.

Ширина листьев не выходит за пределы 0.7—1.2 см. У 56% особей листья длиннее стебля на 10—17 см, у 29% – равны стеблю, а у 15% листья короче стебля на 5—20 см.

Высота стебля у большинства растений (94%) колеблется в пределах 160—220 см. Наибольшая высота *T. australis* 272, наименьшая – 80 см.

Размеры органов растений несколько отличаются от приведенных для этого вида Клоковым и Красновой (1972). В частности, прикарпатские растения более высокие и с более широкими листьями.

Таким образом, в Прикарпатье произрастает 7 видов рогозов: *Typha latifolia*, *T. schuttleworthii*, *T. caspica*, *T. laxmannii*, *T. pontica*, *T. angustifolia* и *T. australis*. На его территории проходит северная граница распространения многих из этих видов, чем, по-видимому, объясняются некоторые отклонения параметров их морфологических признаков от таковых у растений из более южных районов.

Гербарные образцы рогозов, собранные в Прикарпатье, и тип описанной разновидности переданы в Гербарий Львовского природоведческого музея АН Украины. Изотип *T. latifolia* var. *obconica* и часть гербарных образцов переданы в Гербарий Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемчук І. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Рогіз бетулонський в західних областях УРСР // Щорічник УБТ. Київ: Вид-во АН УРСР, 1959. Т. 3. С. 23. — *Белавская А. П., Леонова Т. Г.* К морфологии и биологии *Typha angustifolia* L. // Вопр. сравнительной морфологии семенных растений. Л.: Наука, 1975. С. 129—138. — *Вахромеева М. Г.* Охрана растительного мира (учебное пособие). М.: Изд-во МГУ, 1988. 96 с. — *Вісюліна О. Д.* Рід *Typha* (Tourn.) L. // Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1940. Т. 2. С. 8—12. — *Вісюліна О. Д.* Рід *Typha* L. // Визначник рослин УРСР. Київ; Харків: Держсільгоспвидав, 1950. С. 913—914. — *Володченко В. С.* Рід *Typha* L. // Визначник рослин України. Київ: Урожай, 1965. С. 45—46. — *Горчаковский П. Л., Шурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с. — *Дубина Д. В., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Плавни Причерноморья. Киев: Наукова думка, 1989. 148 с. — *Йорданов Д.* Род *Typha* L. // Флора на Н. Р. България. София: Изд. на Българската АН, 1963. Т. 1. С. 184—189. — *Канивец В. И.* Почвы Карпатской буроземно-лесной области // Атлас почв Украинской ССР. Киев: Урожай, 1979. С. 119—137. — *Клоков М. В., Краснова А. М.* Замітка про українські рогози (рід *Typha* L.) // Укр. бот. журн. 1972. Т. 29. № 6. С. 687—694. — *Койнов М. М.* Фізико-географічні райони // Природа Івано-Франківської обл. Львів: Вища школа, 1973. С. 125—140. — *Краснова А. Н.* Заметка о некоторых видах рода *Typha* L. флоры Крыма // Новости систематики высших и низших растений. Киев: Наукова думка, 1976. С. 124—126. — *Краснова А. Н.* Род *Typha* L. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 470. — *Леонова Т. Г.* Обзор видов рода *Typha* L. европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1976. Т. 13. С. 8—15. — *Леонова Т. Г.* Род *Typha* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 327—330. — *Мринський О. П.* Рід *Typha* L. // Визначник рослин Українських Карпат. Київ: Наукова думка, 1977. С. 370. — *Победимова Е. Г.* О новых видах рода *Typha* // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1949. Т. 11. С. 3—17. — *Победимова Е. Г.* Новые виды кавказской флоры // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1950. Т. 12. С. 21—24. — *Победимова Е. Г.* Род *Typha* L. // Т. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. — *Федченко Б. А.* Род *Typha* L. // Флора СССР. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 210—216. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 232—242. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Dostal J.* Kvetena CSR. Praha, 1950. 2269 S. — *Dostal J.* Klic kuplne kvetene CSR. Praha, 1954. 1183 S. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel Europa. T. 1. Wien, 1905. 402 S. — *Kronfeld M.* Monographie der Gattung *Typha* Tourn. // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1889. T. 39. S. 89—192. — *Lilienfeldówna F. Typhaceae* — Rogozowata // Flora Polska. Krakow, 1919. T. 1. S. 404—405. — *McNeilly T., Bradskaw A. D.* Evolutionary processes in populations copper tolerant *Agrostis tenuis* Sibth. // Evolution. 1968. Vol. 22. N 1. P. 108—118. — *Rothmaler W.* Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Bd 5. Berlin, 1986. 812 S. — *Wàltera S. M. Typha* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 275—276.

Львовский университет
им. Ив. Франко

Получено 6 V 1991

УДК 581.527.7

Н. Б. Верховская, Л. П. Есипенко

О ВРЕМЕНИ ПОЯВЛЕНИЯ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) НА ЮГЕ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. B. VERKHOVSKAYA, L. P. ESIPENKO. THE TIME OF THE *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) APPEARANCE IN THE SOUTH OF RUSSIAN FAR EAST

Ambrosia artemisiifolia обычно рассматривается как адвентивный сорняк, завезенный из Америки в Европу в XVIII в., а на Дальний Восток России — в середине XX в. При палинологическом изучении культурных слоев неолита, бронзового, железного веков и раннего средневековья на юге Приморского края в этих слоях была обнаружена пыльца амброзии. Значительное ее участие в спорово-пыльцевых спектрах позволяет предположить, что амброзия произрастала здесь по крайней мере уже 3 тыс. лет назад. В пользу такого предположения свидетельствует и наличие в Приморье хорошо адаптированной к питанию на амброзии энтомофауны.

В последнее время значительное внимание уделяется изучению адвентивных сорняков, поскольку они наносят огромный ущерб сельскому хозяйству и нередко являются причиной массовых аллергических заболеваний — поллинозов. Одним из таких растений является карантинный сорняк *Ambrosia artemisiifolia* L. В большинстве работ, посвященных амброзии, приводится история ее появления и расселения на Евразиатском континенте. Рискуя повториться, мы тем не менее коротко напомним основные сложившиеся представления о происхождении и распространении амброзии.

Родиной амброзиевых считаются аридные районы юго-запада Северной Америки, где в настоящее время произрастают самые архаичные кустарниковые и полукустарниковые представители рода *Ambrosia* (Payne, 1962). Большинством исследователей признается, что в Европу амброзия была завезена в XVIII в. Наиболее обычны здесь *A. artemisiifolia* L., *A. psilostachya* DC. и *A. trifida* L. Из них самым злостным сорняком является амброзия полыннолистная. Ее появление на Украине, Северном Кавказе, в Закавказье, Азербайджане и Казахстане относится к 20—30 годам XX в. (Васильев, 1959; Дмитриева, 1966; Поляков, 1967; Марьюшкина, 1986). Другой изолированный центр расселения этого вида находится на юге Российского Дальнего Востока, где амброзия полыннолистная обнаружена в 1959 г. Приморской пограничной государственной инспекцией по карантину растений. Первые очаги сорняка были выявлены в Спасском р-не Приморского края в 1963 г. (рис. 1, *1*). В работах В. Н. Ворошилова (1966), В. А. Недолужко (1984), Т. И. Нечаевой (1984) это растение было приведено как заносное, распространяющееся в Приморье. В южных районах края (главным образом вдоль дорог) амброзия появилась в 1970 г. В настоящее время основные площади, занятые этим сорняком (рис. 1, *2*), находятся в Ханкайском, Хорольском, Черниговском и Спасском районах (Есипенко, 1991).

Причиной быстрого распространения *A. artemisiifolia* в Европе считается отсутствие здесь (в отличие от родины сорняка) специфических фитофагов, которые могли бы контролировать ее размножение (Ковалев, 1989). Очевидно, наличие хорошо адаптированной к питанию на амброзии энтомофауны может свидетельствовать в пользу очень давнего появления этого растения на соответствующей территории. Именно с таким явлением мы столкнулись в Приморье. Если в юго-восточной части европейского ареала на амброзии обнаружены лишь клоп Lygus rugulipennis Popp. (Miridae) и тля Macrosiphum sp. aff. avence F. (Aphididae), причем прямых наблюдений за питанием клопа нет (Кузнецова, Нарчук, 1989), то в Приморье нами установлен целый ряд насекомых, питающихся на амброзии:

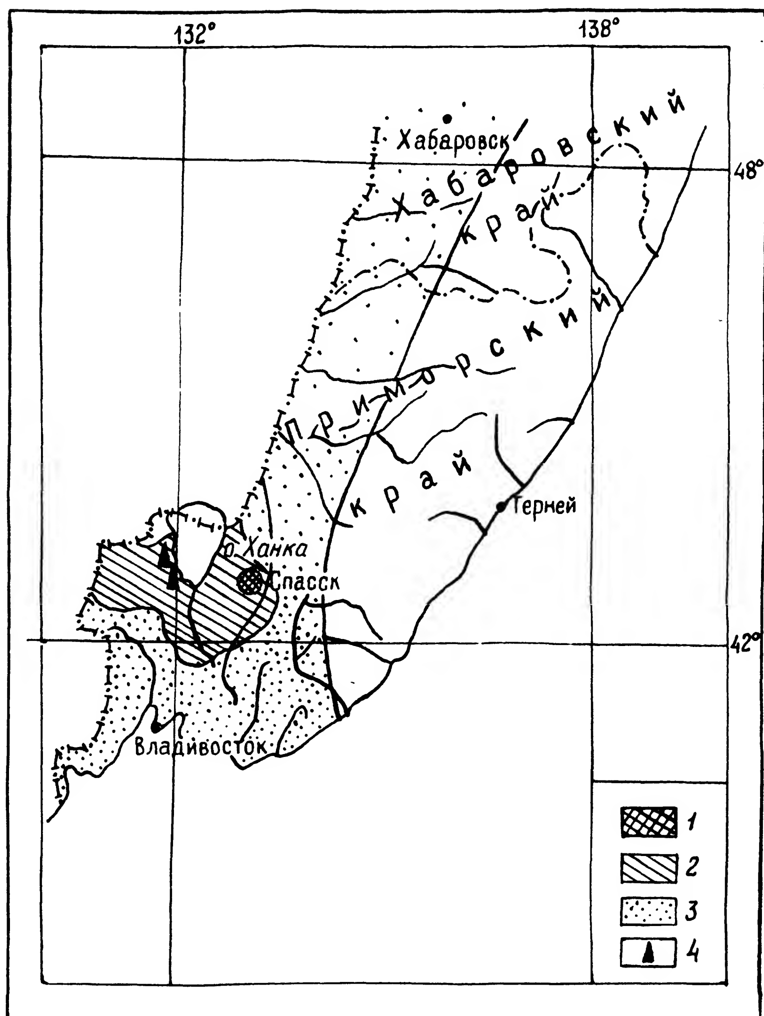


Рис. 1. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* на территории Российского Дальнего Востока.

1 — район обнаружения амброзии в растительном покрове; *2* — наиболее засоренные территории; *3* — площади с локальным распространением; *4* — расположение древних поселений, в культурных слоях которых обнаружена пыльца амброзии.

Aphidae
Macrosiphoniella yomosifoeia Shinj
Aulocorthum solani Kalt
Aphis gossipii Glow
A. falae Scopori
Lepidoptera
Ascotis selenaria Bew
Cicadellidae
Cicadella viridis L.
Philaenus sfumarius L.

Большинство из них — широкие полифаги, преимущественно питающиеся на растениях сем. *Asteraceae.*

Не менее интересны результаты изучения патогенной микофлоры. Из всех видов грибов, выявленных на амброзии в Западной Грузии, Ставропольском и

Приморском краях, Ростовской обл., самым патогенным оказался *Fusarium semitectum* Berk. et Rav., обнаруженный в Ханкайском р-не Приморья (Серяпин, 1983).

Все это навело на мысль о гораздо более раннем появлении амброзии на территории Дальнего Востока и направило наши усилия на поиски ее остатков, в частности пыльцевых зерен, в голоценовых отложениях. Пыльца амброзии легко диагностируется (Bassett, Terasmae, 1962; Skvarla, Larson, 1965), так как существенно отличается от пыльцы не только представителей других триб сложноцветных, но и близких родов *Ambrosiinae*, таких как *Franseria*, *Iva* и *Xanthium*.

Среди отложений, относительно достоверно датированных без применения радиоуглеродного анализа, можно назвать лишь культурные слои древних поселений. Именно этот материал был использован нами в работе. Изученный разрез расположен в пределах Приханкайской равнины близ пос. Новоселище на склоне пологого холма, поросшего дубовым лесом с примесью березы и редких экземпляров могильной сосны. Здесь археологическим раскопом были вскрыты два культурных слоя. Нижний отнесен Н. А. Клюевым, руководившим раскопками, к периоду финального неолита (первая половина второго тысячелетия до н. э.), верхний — к эпохе ранней бронзы (вторая половина второго тысячелетия до н. э.). Слои сложены слабо гумусированным элювиально-делювиальным материалом, представляющим собой продукт разрушения гранитов до состояния гравийной, песчаной и даже алевритовой фракций. Общая мощность вскрытых отложений, включая 10 см почвы, составляет 0.9 м. Верхняя граница слоев, содержащих артефакты, проходит на глубине 0.3 м, граница между разновозрастными слоями — на глубине 0.55 м. Примечательно, что она была установлена и по археологическому материалу, и методом спорово-пыльцевого анализа независимо.

Спорово-пыльцевые спектры нижнего слоя (рис. 2) характеризуются преобладанием пыльцы трав (64.0—84.7%) над пыльцой древесно-кустарниковых растений (13.9—34.2) и спорами (1.4—3.4%). В группе пыльцы трав доминирует *Ambrosia* (47.1—55.5%). Сопоставление этой ископаемой пыльцы с эталонными препаратами современных *A. trifida*, *A. artemisiifolia, A. dumosa* (A. Grey) Payne и *A. ilicifolia* L. позволило установить ее морфологическое сходство с пыльцой *A. artemisiifolia* (см. таблицу-вклейку). Второе место занимает пыльца полыни (*Artemisia* sp. sp. — 32.8—42.7%), часто встречается пыльца маревых (*Chenopodiaceae* — 1.3—3.7), злаков (*Poaceae* — 0.4—3.3%), часть которой принадлежит культурным растениям. Единичными пыльцевыми зернами представлены горец (*Polygonum* sect. *Persicaria*), гречиха (*Fagopyrum* sp.), василистник (*Thalictrum* sp. sp.), подорожник (*Plantago* sp.), крапива (*Urtica* sp.), хмель (*Humulus* sp.), кровохлебка (*Sanguisorba* sp.), бобовые (*Fabaceae*), зонтичные (*Apiacea*), ослинниковые (*Onagraceae*), колокольчиковые (*Campanulaceae*), цикориевые (*Cichorioideae*), сложноцветные (*Asteraceae*). В группе пыльцы деревьев и кустарников многочисленны зерна древовидных форм березы (*Betula* sp. sp. — 68.4—88.4%), менее обильны зерна лещины (*Corylus* sp. — 9.6—29.8%), очень редки зерна липы (*Tilia* sp.), дуба (*Quercus* sp.), кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) и пихты (*Abies* sp.). Споры принадлежат папоротникам и зеленым мхам.

В верхнем слое характер спектров несколько меняется (рис. 2). Здесь более резко выражено доминирование пыльцы трав (84.7—87.5%). Пыльца деревьев и кустарников составляет 11.1—14.2, споры — 1.0—1.4%.

В группе трав по-прежнему содоминируют пыльца амброзии (41.7—52.0) и пыльца полыни (34.8—47.6%), но таксономический состав разнообразнее. Помимо названных выше растений, здесь единичными пыльцевыми зернами представлены осоки (*Cyperaceae*), лютик (*Ranunculus* sp.), валериана (*Valeriana* sp.), дурнишник (*Xanthium* sp.), чаще, чем в нижележащих отложениях, встречается пыльца культурных злаков (*Cerealia*). Более существенные изменения произошли в группе

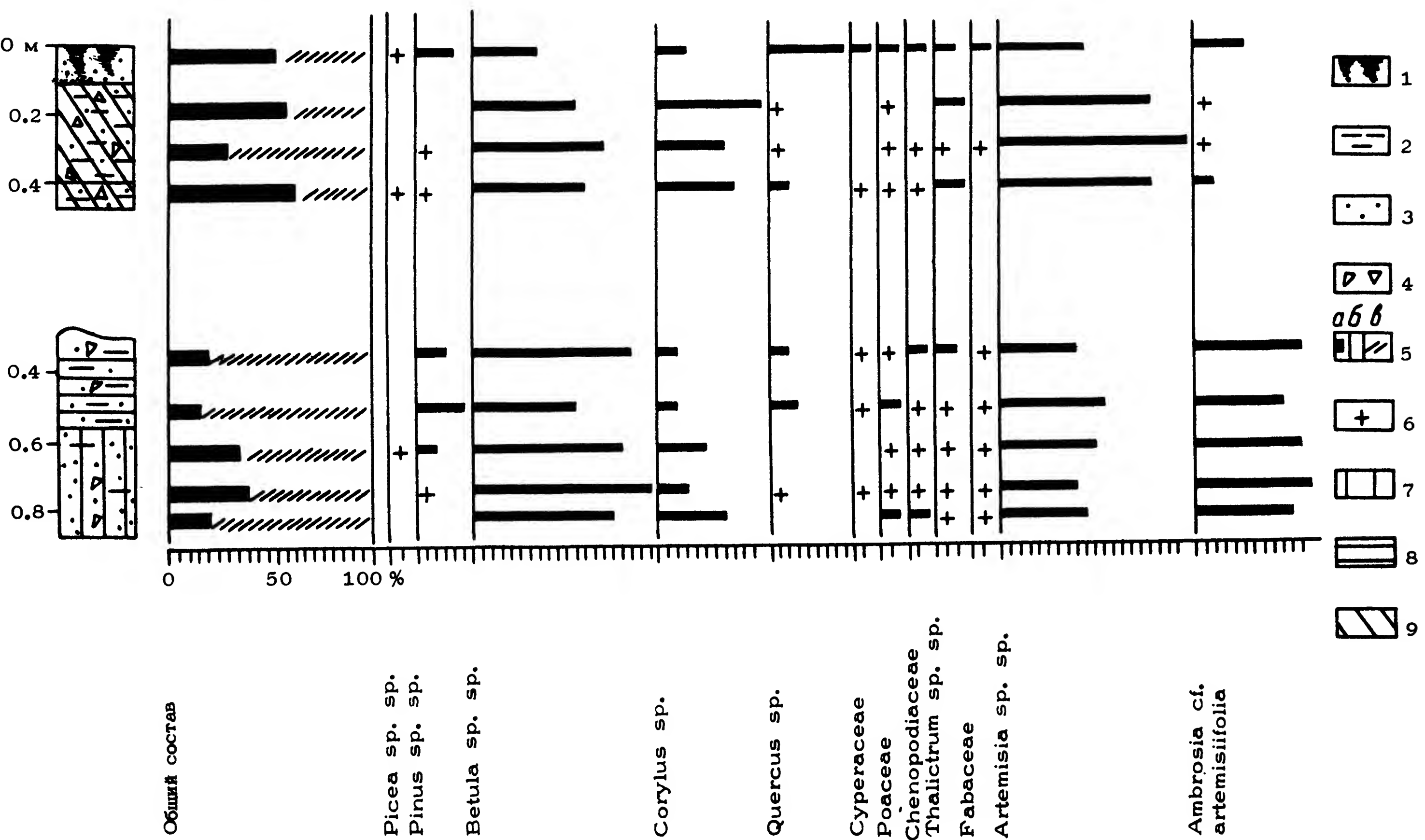


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разрезов культурных слоев, вскрытых близ пос. Новоселище.

1 — почвенно-растительный слой; *2* — алеврит; *3* — песок; *4* — щебень; *5* — общий состав спорово-пыльцевого спектра: *а* — пыльца деревьев, *б* — споры, *в* — пыльца трав; *6* — единичные пыльцевые зерна; культурные слои: *7* — финального неолита, *8* — раннего бронзового века, *9* — раннего средневековья.

пыльцы деревьев и кустарников. Доминирующее положение сохраняется за пыльцой березы (51.7—80.4%), а в качестве субдоминантов вместо *Corylus* sp. (4.1—5.6) выступает *Pinus* sp. sp. (9.3—20.2%), в основном *P. koraiensis*, в меньшей степени — *P.* cf. *densiflora* Kom. Существенно возрастает частота встречаемости пыльцы дуба (4.1—7.9%), липы, появляются зерна ольхи. Состав спор не меняется.

В современных спорово-пыльцевых спектрах рассматриваемого района Приханкайской равнины, выделенных из аллювиальных, озерных, болотных отложений и почв, доминирует пыльца деревьев и кустарников или трав. Пыльца деревьев принадлежит в основном сосне корейской и могильной, в меньшей степени — березе и дубу. Постоянно присутствуют зерна ели, пихты, лещины, граба, маньчжурского ореха, липы, ольхи, ильма, ясеня, клена, сирени, бархата, ивы, аралиевых. В группе травянистых обильна пыльца полыни, маревых, реже — осок и злаков. Спор мало, представлены они главным образом *Polypodiaceae* и *Bryales* (Алешинская, Шумова, 1978).

В изученных нами современных почвенных пробах, отобранных близ места раскопа в березово-дубовом лесу, содержатся спектры, в которых количество пыльцы деревьев (50.1—51.6%) несколько выше, чем пыльцы трав (39.1—46.5%). В первой группе обильны пыльцевые зерна древовидных форм *Betula* sp. sp. (31.2—47.9%) и *Quercus* sp. (28.4—36.3), меньше встречено *Pinus koraiensis* и *P.* cf. *densiflora* (9.0—14.1), *Corylus* sp. (3.7—9.0%), единичными зернами представлены *Picea* sp. sp., *Abies* sp., *Salix* sp., *Alnus* sp., *Ulmus* sp., *Tilia* sp., *Juglans* sp., *Fraxinus* sp., *Viburnum* sp., *Vitis* sp. В группе пыльцы трав, исключительно богатой в таксономическом отношении, доминирует *Artemisia* sp. sp. (42.4—45.1%), в небольшом количестве присутствуют *Ambrosia* cf. *artemisiifolia* (11.1—18.0), *Fabaceae* (до 7.4), *Cyperaceae* (3.7—6.9), *Poaceae* (4.2—5.6), *Chenopodiaceae* (3.5—4.6%). Споры принадлежат папоротникам, зеленым мхам, плаунам.

В настоящее время на Приханкайской равнине огромные пространства заняты агроценозами, местами еще сохранились лугово-степные и степные сообщества, низинные участки покрыты болотами и лугами, а на долю лесов приходится не более 15—20% площади (Куренцова, 1962). На обрамляющих равнину горах развиты широколиственные (в основном дубовые) и хвойно-широколиственные леса, которые благодаря высокой пыльцевой продуктивности и хорошей летучести пыльцы основных лесообразующих пород находят отражение в современных спорово-пыльцевых спектрах с равнины.

Сравнение описанных ископаемых спектров с современными позволяет говорить о существовании на Приханкайской равнине в период накопления изученных культурных слоев лесостепной растительности с существенно иным составом лесообразующих пород, среди которых наиболее распространенной была береза. Изменения спектров снизу вверх по разрезу, вероятно, отражают некоторые перестройки растительных сообществ, связанные с незначительным увлажнением, а возможно, и с потеплением климата. Об этом свидетельствует появление в составе окружающей растительности осок, ольхи, приближение границ ареала корейской сосны, замещение в лесах березы широколиственными породами. С последним, очевидно, связано некоторое общее снижение количества пыльцы деревьев в спектрах: как известно, пыльцевая продуктивность и летучесть пыльцы у березы гораздо выше, чем у дуба и липы (Мальгина, 1950; Федорова, 1950, 1952, 1959; Махова, 1971).

Был изучен также культурный слой раннего железного века, отнесенный Ю. Е. Вострецовым (1986) к кроуновской культуре (первая половина первого тысячелетия до н. э.). Кроуновское поселение располагалось на Приханкайской равнине близ с. Новокачалинское. Спорово-пыльцевые спектры этого слоя, в целом очень сходные с вышеописанными спектрами из отложений финального неолита, содержат в группе пыльцы трав в качестве доминантов *Artemisia* sp. sp. и *Cichorioideae*, на долю *Ambrosia* cf. *artemisiifolia* приходится не более 10%.

В непосредственной близости от раскопа, где были вскрыты культурные слои неолита и бронзы, археологи обнаружили следы поселения, отнесенного В. Е. Ермаковым (1987) к мохэской культуре (раннее средневековье). В спорово-пыльцевых спектрах этого слоя количество пыльцы деревьев и кустарников в основном несколько превышает содержание пыльцы трав и спор (рис. 2). В первой группе обильны *Betula* sp. sp. (49.4—65.9%) и *Corylus* sp. (30.7—48.0), в небольшом количестве присутствует *Quercus* sp. (2.0—3.9%), редкими зернами представлены *Alnus* sp., *Ulmus* sp., *Pinus koraiensis* и *Picea* sect. *Omorica.* Среди пыльцы трав господствует *Artemisia* sp. sp. (64.6—93.5%), часто встречается *Thalictrum* sp. sp. (до 11%), отмечены единичные зерна *Ambrosia* cf. *artemisiifolia* и представителей семейств *Cyperaceae, Poaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Cannabaceae, Rosaceae, Fabaceae, Onagraceae, Lamiaceae, Brassicaceae, Geraniaceae, Asteraceae.* Споры принадлежат в основном папоротникам.

Судя по соотношению в спектрах пыльцы древесно-кустарниковых и травянистых растений, открытые пространства, занятые травяными (скорее всего, степными) сообществами, были распространены в эпоху раннего средневековья гораздо меньше, чем в предыдущие периоды. Следует подчеркнуть, что роль древесно-кустарниковой группы в данных спектрах по сравнению со спектрами более древних отложений возросла не только за счет увеличения содержания пыльцы *Corylus* sp., обилие которой может быть связано с локальными пирогенными или антропогенными сукцессиями (Зеликсон, 1977).

Таким образом, несмотря на некоторые различия состава спорово-пыльцевых спектров вышеохарактеризованных разновозрастных культурных слоев, общим для них является присутствие пыльцы амброзии, которая произрастала, очевидно, на Приханкайской равнине уже в неолите, т. е. более 3 тыс. лет назад.

Ambrosia artemisiifolia считается типичным рудеральным растением. Его расселение принято связывать с хозяйственной деятельностью человека, нарушающего почвенный покров. Действительно, этот сорняк в течение XIX—XX вв. завоевал огромные пространства и продолжает осваивать территории в Центральной и Южной Америке, Евразии, Африке и Австралии (Ковалев, 1989). Особая активность его распространения наблюдается в последние 20—30 лет. Так, на Украине амброзия с 1972 по 1982 г. заняла такую же площадь, как за предыдущие 60 лет с момента ее обнаружения в этом регионе (Марьюшкина, 1986). Необходимо отметить, что время выявления редких растений во многом связано со степенью ботанической изученности территории на данный момент. Нельзя исключать и то, что в Европе амброзия и некоторые другие родственные ей растения появились гораздо раньше, чем это принято считать.

В Приморье во время раскопок в неолитическом культурном слое стоянки Мустанг, расположенной в Черниговском р-не на Приханкайской равнине, были обнаружены семена *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. (определения В. Д. Швыдкой) — растения, которое считается завезенным одновременно с амброзией. Полученные нами результаты палеопалинологического анализа, приведенные выше, свидетельствуют о том, что и амброзия произрастала на юге Дальнего Востока издавна, но, вероятно, долгое время лишь в виде очень небольших очагов. По имеющимся данным, с 1963 по 1985 г. занятая ею площадь увеличилась с 10 940 до 106 778 га, т. е. почти в 10 раз. Вряд ли такой характер распространения можно однозначно связать с активизацией деятельности человека, поскольку вовлечения в ее сферу новых площадей в достаточно густо населенных районах в последние десятилетия практически не происходило. К тому же именно в эти годы началась усиленная борьба с карантинными сорняками. Антропогенным вмешательством также трудно объяснить распространение амброзии в прошлые исторические периоды. Очевидно, что вокруг мохэского поселения площадей с нарушенным людьми и скотом почвенным покровом было ничуть не меньше, чем во время проживания здесь человека из эпохи неолита или бронзового века, особенно если учесть развивающееся земледелие. Однако,

как показано выше, именно в культурных слоях эпох неолита и бронзы пыльца амброзии очень обильна.

Подобная ситуация отмечается и в голоценовых разрезах Канады (Bassett, Terasmae, 1962). Если на юге оз. Онтарио и в районе Северного Залива содержание пыльцы амброзии в ископаемых спектрах гораздо меньше, чем в современных, то на территории Кочрейн максимальное содержание *A. artemisiifolia* фиксируется около 6 тыс. лет назад. На равнине, прилегающей к заливу Джеймс, участие пыльцы этого растения в составе спектров наиболее заметно в период от 6 до 4 тыс. лет назад, а самые молодые и современные осадки вовсе ее не содержат (Basset, Terasmae, 1962).

Анализ ископаемых спектров позволил заметить еще одну интересную закономерность. Устойчивое доминирование пыльцы амброзии отмечается в слоях, формировавшихся на протяжении очень длительного времени, исчисляемого десятками и сотнями лет, что свидетельствует о ее продолжительном заметном участии в растительных сообществах. Современная же амброзия полыннолистная — «ценофобное растение, пионер нарушенного почвенного покрова, ее доминирование прекращается обычно в течение одного сезона с наступлением сукцессии» (Ковалев, 1989 : 9). В таком случае даже при регулярном подновлении нарушений почвы в локальных спектрах культурных слоев были бы непременно зафиксированы скачкообразные изменения содержания пыльцы амброзии.

Авторы, изучавшие распределение пыльцы амброзии в голоценовых отложениях Канады, пришли к выводу о том, что в районы канадских прерий амброзия мигрировала около 10 тыс. лет назад, а современные очаги *A. artemisiifolia* на участках ненарушенных прерий, находящихся иногда в нескольких милях от обрабатываемых полей, представляют собой реликты этого раннего проникновения (Bassett, Terasmae, 1962).

На юге Российского Дальнего Востока амброзия полыннолистная появилась не позднее середины голоцена, а возможно, и раньше, чему способствовало широкое распространение здесь степных и лесостепных сообществ в определенные периоды голоценовой истории. Поскольку амброзия по происхождению связана с аридными районами юго-запада Северной Америки, расширение ее ареала, проникновение на другие континенты могли быть следствием общей аридизации климата. Возможно, тогда амброзия входила в структуру нерудеральных сообществ. Дальнейшие изменения климата привели к наступлению лесов. Молодой пластичный вид приспосабливался к новым условиям, сохраняясь в большей части освоенных когда-то районов в виде небольших очагов. Не выдерживая конкуренции не свойственного ему окружения, он превратился в значительной степени в рудеральное растение.

Таким образом, не отрицая роли антропогенного фактора в формировании ареалов многих видов, мы склонны считать, что обычно под его влиянием процесс фитоценогенеза лишь ускоряется или замедляется. Тот факт, что *A. artemisiifolia*, имея прекрасные возможности в течение столетий расширять свой ареал под влиянием хозяйственной деятельности человека, начала активно осваивать новые территории в большинстве стран лишь 20—30 лет назад, вероятно, свидетельствует о начале очередного иссушения климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешинская З. В., Шумова Г. М. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры Приханкайской равнины // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 60—66. — *Васильев Д. С.* Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiifolia* L. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 843—846. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Вострецов Ю. Е.* Раскопки поселения Падь Семипятнова III в Приморье // Кр. сообщ. Ин-та археологии АН СССР. 1986. Т. 186. С. 99—104. — *Дмитриева С. И.* Амброзия полыннолистная в северо-западной

части Азалано-Авторанской долины Азербайджана // Уч. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. науки. 1966. № 1. С. 18—23. — *Ермаков В. Е.* Исследование мохэских памятников Троица 5 и Новоселище 2 в Приморье // Новые материалы по первобытной археологии юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 30—33. — *Есипенко Л. П.* О биологии и распространении *Ambrosia artemisiifolia (Asteraceae)* в условиях Приморского края // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 276—279. — *Зеликсон Э. М.* О палеогеографической интерпретации спорово-пыльцевых спектров с большим содержанием пыльцы орешника // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1977. № 2. С. 102—112. — *Ковалев О. В.* Отбор фитофагов амброзии для интродукции и биология амброзиевого листоеда // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 7—23. (Тр. ЗИН. Т. 189). — *Кузнецова В. Г., Нарчук Э. П.* Насекомые, обитающие на амброзии на Черноморском побережье Кавказа // Там же. С. 224—225. — *Куренцова Г. Э.* Растительность Приханкайской равнины и окружающих ее предгорий. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 139 с. — *Мальгина Е. А.* Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 256—270. — *Марьюшкина В. Я.* Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наукова думка, 1986. 118 с. — *Махова Ю. В.* Спорово-пыльцевые спектры современного аллювия рек бассейна среднего Амура // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 33—48. — *Недолужко В. А.* Распространение *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 527—529. — *Нечаева Т. И.* Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. 1984. Вып. 31. С. 46—88. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 336 с. — *Серяпин А. Н.* Грибы на амброзии // Защита растений. 1983. № 10. С. 37. — *Федорова Р. В.* Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 203—255. — *Федорова Р. В.* Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 91—103. — *Федорова Р. В.* Распространение пыльцы берез воздушным путем // Работы по спорово-пыльцевому анализу. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 139—144. — *Bassett I. J., Terasmae J.* Ragweed, *Ambrosia* species in Kanada and their history in postglacial time // Can. J. Bot. 1962. Vol. 40. N 1. P. 141—150. — *Payne W. W.* Biosystematic studies of four widespread weedy species of ragweeds, *Ambrosia (Compositae)* // Philos. Dr. Thesis Univ. Michigan: Ann. Arbor, 1962. P. 1—339. — *Skvarla J. J., Larson D. A.* An electron microscopic study of pollen morphology in the *Compositae* with special reference to the *Ambrosiinae* // Grana Palynologica. 1965. Vol. 6. N 2. P. 210—269.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 8 V 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29(571.66)

А. В. Домбровская

STEREOCAULON SAVICZII (LICHENES, STEREOCAULACEAE) С КАМЧАТКИ

A. V. DOMBROVSKAYA. *STEREOCAULON SAVICZII (LICHENES, STEREOCAULACEAE)* FROM KAMCHATKA

Обсуждаются различия между 2 видами рода *Stereocaulon* секции *Botryoideum* — *S. saviczii* и *S. hokkaidense*. Описана новая разновидность *S. saviczii* var. *pseudohokkaidense*.

На камчатских вулканах в субальпийском и альпийском поясах на угловатых каменных глыбах старых, не покрытых растительностью лав при внимательном рассматривании можно увидеть маленький лишайник, принадлежащий к роду *Stereocaulon* Hoffm. из секции *Botryoideum* C. T. Johns., по внешнему виду напоминающий черные шляпки миниатюрных грибков, сидящих на пестроватой корочке. В отличие от большинства видов секции *Botryoideum* этот стереокаулон имеет не удлиненные, а бородавковидные, бугорчатые, почти шаровидные, сплюснутые или даже сливающиеся в чешуйки филлокладии, на поверхности которых обычно имеется неясный темный узор в виде ямок или черточек. Эти признаки свойственны лишь 2 видам секции *Botryoideum* — *S. saviczii* DR. и *S. hokkaidense* Asah. et Lamb.

Для того чтобы правильно идентифицировать камчатские образцы, нами был привлечен материал из наших сборов на Курильских о-вах и 3 образца, проверенных авторитетными учеными. Всего был исследован 71 образец. Из них 2 образца относятся к *S. hokkaidense* (изотип из Гарвардского университета: № 5902 гербария Asahina — о-в Хоккайдо, Fukyshima; наш образец с о-ва Итуруп) и 69 образцов определены как *S. saviczii*: это котип вида — вулкан Авача, E. Hulten, № 686a, 1920; образец с о-ва Хоккайдо — M. Togahi, 1969, определение Y. Asahina; 8 наших образцов с Южных Курил (с островов Итуруп и Кунашир) и 59 образцов с п-ова Камчатка (Ключевская и Авачинская сопки). Все 69 образцов, хотя и имели большое внешнее сходство, легко могли быть разделены на две группы главным образом на основании строения филлокладиев, имеющих большое значение в системе рода (Домбровская, 1987). К первой группе (45 образцов) относятся экземпляры в основном с вытянутыми филлокладиями, ко второй (24 образца) — экземпляры с приплюснутыми филлокладиями.

Для разграничения *S. saviczii* и *S. hokkaidense* в литературе (Lamb, 1977, 1978; Thomson, 1984) приводятся следующие признаки: 1) наличие или отсутствие первичного слоевища; 2) форма филлокладиев; 3) окраска гипотеция; 4) размер спор.

До настоящего времени существовали противоречивые данные о наличии или отсутствии первичного слоевища. Так, на основании работ G. Du Rietz (1929), Y. Asahina (1961, 1970), I. Lamb (1977, 1978) можно сделать предположение, что первичное слоевище у этих видов отсутствует. Однако J. Thomson (1984 : 421) пишет о *S. saviczii*: «...первичное слоевище сохраняющееся, плотно прикрепленное к субстрату, из более или менее шаровидных гранул ...». С этим

высказыванием нельзя не согласиться: на фотографии типового образца, приведенной в работе Du Rietz (1929, табл. I, рис. 2), у основания псевдоподеция ясно видно первичное слоевище. На прекрасном образце с о-ва Хоккайдо, Togahi, 1969, у основания псевдоподециев наблюдается развитое первичное слоевище из пальцевидных филлокладиев с крупными цефалодиями между ними. Таким образом, скорее всего, у *S. saviczii* первичное слоевище обычно развивается, хотя может и отсутствовать. У *S. hokkaidense* первичное слоевище, по-видимому, всегда отсутствует.

Форма филлокладиев у *S. saviczii* и *S. hokkaidense* различается главным образом тем, что для *S. saviczii* характерно наличие удлиненных, коротко-пальцевидных филлокладиев, достигающих иногда 2 мм дл., тогда как у *S. hokkaidense* филлокладии в основном бородавковидные до почти шаровидных, приплюснутые и не бывают пальцевидно вытянутыми. Более или менее развитый темный узор из черточек, точечек или ямок характерен для обоих видов.

Согласно литературным данным (см. те же работы), *S. saviczii* и *S. hokkaidense* различаются по окраске гипотеция: *S. saviczii* имеет темно-бурый гипотеций, *S. hokkaidense* — бесцветный. Размеры спор, приводимые разными авторами, в основном повторяются, и в сущности неизвестно, насколько оригинальны данные разных авторов. Величина спор у *S. saviczii* в основном принимается (15)17—25(37) × (3)4—6(6.5) мкм (Du Rietz, 1929; Lamb, 1977, 1978; Thomson, 1984), т. е. ширина составляет (0.12)0.16—0.2(0.24) длины. Размер спор у *S. hokkaidense* 25—35 × (5)6—7.5(8) мкм (Asahina, 1961; Lamb, 1977, 1978), т. е. ширина составляет 0.2—0.26 длины. Таким образом, споры у *S. hokkaidense* в основном шире спор *S. saviczii*. Ширина спор у этих 2 видов служит диагностическим признаком в ключе Lamb (1978).

Lamb считал *S. saviczii* и *S. hokkaidense* близкородственными видами, подчеркивая их сходный облик (Lamb, 1977 : 263). Однако Asahina (1961 : 48) приводит следующую цитату, по-видимому, из письма Lamb: «Габитуально ... *S. hokkaidense* несколько напоминает *S. rivulorum*». Рассматривая фотографии к той же статье, можно предположить, что псевдоподеции у *S. hokkaidense* слабые, изогнутые, скудно ветвящиеся. Толщина стволиков у *S. hokkaidense*, согласно Asahina, равна 1 мм, тогда как у *S. saviczii* она достигает 1—3 мм. Нами был также изучен вышеупомянутый изотип с о-ва Хоккайдо. При пересылке образец пострадал, так что о форме роста и характере ветвления судить было трудно. Однако установлено, что на *S. saviczii* он совсем не похож.

На основании изложенного приходим к выводу, что *S. saviczii* и *S. hokkaidense* четко различаются по облику. Из ознакомления с гербарными образцами заключаем, что *S. saviczii* имеет большее сходство с *S. octomerellum* Müll. Arg. (Asahina, 1970) и *S. curtatum* Nyl., чем с *S. hokkaidense*.

В наших сборах обе выявленные группы образцов внешне имеют много общего. На начальных стадиях обычно образуются маленькие, жесткие, крепкие, деревянистые розетки с узкой площадочкой прикрепления, от которой радиально во все стороны отходят коренастые, простые или слабо разветвленные псевдоподеции, несущие единичные или собранные по нескольку, реже гроздевидные, крупные (до 7 мм) апотеции. У основания псевдоподециев, как правило, развивается первичное слоевище в виде пестрой беловато-сероватой или светло-коричневатой бугорчатой корочки. Разрастаясь в стороны, розетки сливаются и образуют пятна до 3—4 см в диам. Образцы первой группы (например, типичный *S. saviczii*) более тусклые, иногда коричневатые; образцы второй группы в массе выглядят более светлыми, беловатыми, с более темными и яркими апотециями, с несколько более обильным первичным слоевищем. Внешний облик представителей обеих групп не вызывает сомнений в принадлежности их к одному виду. Однако форма филлокладиев у образцов первой и второй групп довольно сильно различается. Как уже отмечалось, у представителей первой группы филлокладии в основном удлиненные, вытянутые, коротко-пальцевидные, иногда несколько разветвленные

до слабо коралловидных, лишь вначале, особенно в верхних частях псевдоподециев, укороченные, бородавковидные. Поверхность филлокладиев покрыта пятнышками, часто сливающимися в неправильный узор, отчего филлокладии кажутся пестрыми. У представителей второй группы филлокладии приплюснутые, округло-бородавковидные, булавовидные, округло-чешуйковидные, узелковидные, местами сливающиеся в неправильные чешуйки, редко (среди других) коротко-пальцевидные или извилисто-изогнутые, на поверхности с нежными зеленоватыми ямочками, пятнышками, точечками, черточками или кривыми морщинками, реже с темными центрами (среди остальных) и узорами. Все это больше соответствует описаниям филлокладиев *S. hokkaidense.*

Кроме вегетативных признаков, у представителей обеих групп были сопоставлены цвет гипотеция и ширина спор. Цвет гипотеция во всех срезах апотециев в основном темный, коричневый или оливковый, лишь у одного экземпляра из второй группы был обнаружен светлый гипотеций.

Результаты измерений величины спор оказались несколько неожиданными. Так, споры образца *S. saviczii* с о-ва Хоккайдо оказались крупнее известных из литературы и равны (22)28—39 × (4.5)5—7 мкм, но отношение ширины к длине у них колеблется в пределах, характерных для спор *S. saviczii* (ширина составляет 0.18—0.2 длины). Споры образцов первой группы также оказались более крупными, (19)26—39(50) × (4)5.5—8(8.6) мкм, а соотношение их ширины и длины то же самое, (0.17)0.2. Споры образцов второй группы оказались более узкими, 22—34(50) × (3.8)4—5.6(6) мкм, а отношение ширины к длине у них меньше (0.12—0.18), хотя не выходит за пределы цифр, указанных для *S. saviczii.* Размеры спор образца *S. hokkaidense* с о-ва Итуруп оказались более соответствующими размерам и пропорциям спор *S. saviczii*, (28)36—39 × (4.5)5.6 мкм, с соотношением 0.14—0.16, хотя внешний вид и бесцветный гипотеций соответствовали таковым у *S. hokkaidense.*

К сожалению, пользуясь литературными данными, мы не можем судить ни о количестве исследованных образцов, ни о районах их произрастания. Возможно, ширина спор у *S. hokkaidense* объясняется не столько таксономическим различием, сколько большей зрелостью спор, тем более что у *S. saviczii* встречаются и более широкие, до 6 мкм, споры, а на образце с о-ва Хоккайдо, по нашим данным, ширина их достигает 7 мкм. Несмотря на эти соображения, мы в своих выводах пока должны считаться с признаком ширины спор при разграничении видов *S. saviczii* и *S. hokkaidense.*

На основании изложенного приходим к заключению, что все наши сборы должны быть отнесены к *S. saviczii*, о чем свидетельствуют одинаковая форма роста, наличие хорошо развитого первичного слоевища, окраска гипотеция и отношение длины спор к их ширине. Однако вышеописанные различия в форме филлокладиев позволяют выделить в пределах этого вида две обособленные группы. Так как экология этих групп одинакова, они не могут быть признаны модификациями, вызванными условиями среды, а являются внутривидовыми таксонами. Характер филлокладиев в роде *Stereocaulon* представляет собой важный систематический признак, который может расцениваться как признак разновидности, и поэтому вторая группа образцов может быть выделена как разновидность *S. saviczii*, которую по сходству филлокладиев с филлокладиями *S. hokkaidense* мы называем var. *pseudohokkaidense.*

Stereocaulon saviczii DR. var. pseudohokkaidense Dombr. var. nov.

A var. *saviczii* phyllocladiis applanatis, orbiculato-verruciformibus, orbiculato-squamiformibus vel noduliformibus, hic inde in squamas irregulares confluentibus (nec elongatis, breviter digitiformibus et subcoralloideis) differt.

Holotypus: Rossia, Kamtschatka, vulkanus Kluczevskaj Sopka dictus, stationarium «Podkova», conus «D» ca 900 m. s. m., in lavis N 46 K «b», 1988, N. E. Koroleva (LE).

От var. *saviczii* отличается филлокладиями приплюснутыми, округло-бородавковидными, округло-чешуйковидными или узелковидными, местами сливающимися в неправильные чешуйки (а не удлиненными, коротко-пальцевидными и почти коралловидными).

Голотип: Россия, Камчатка, Ключевский р-н, вулкан Ключевская сопка, стационар «Подкова», Конус «Д», около 900 м над ур. м., на лавах, № 46 К «б», 1988, Н. Е. Королева (LE).

Остается добавить, что *S. saviczii*, внесенный в настоящее время в «Красную книгу СССР» (1984), в действительности довольно широко распространен на вулканах Камчатки и Курильских о-вов (Ключевская, Авачинская и Корякская сопки; острова Кунашир и Итуруп).

Выражаю искреннюю благодарность И. М. Антоновой, которая сделала срезы апотециев и провела измерения у 6 образцов из первой группы и у 7 — из второй.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Домбровская А. В. Обзор секции *Botryoideum* G. T. Johns. emend. Lamb рода *Stereocaulon* Hoffm. // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1250—1254. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с. — *Asahina Y.* Lichenologische Notisen // J. Japan. Bot. 1961. Vol. 36. N 2. P. 46—48; 1970. Vol. 45. N 3. P. 66—67. — *Du Rietz G. E.* The lichens of the Swedish Kamchatka Expeditions // Ark. Bot. 1929. Vol. 22A. N 13. P. 13. — *Lamb I. M.* A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // J. Hat. Bot. Lab. 1977. Vol. 43. P. 194—267. — *Lamb I. M.* Keys to the species of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // J. Hat. Bot. Lab. 1978. Vol. 44. P. 214—238. — *Thomson J. W.* American arctic lichens. 1. The Macrolichens. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1984. 504 p.

Полярно-альпийский
Ботанический сад-институт
Кировск

Получено 22 IX 1989

УДК 582.972 (479.24)

Н. А. Мамедов, Р. Т. Шахсуваров, Ш. А. Велибеков

НОВЫЙ ВИД РОДА *ASPERULA* (*RUBIACEAE*) ИЗ АЗЕРБАЙДЖАНА

N. A. MAMEDOV, R. T. SHAKHSUVAROV, Sh. A. VELIBEKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ASPERULA* (*RUBIACEAE*) FROM AZERBAIJAN

Во время полевых исследований в 1990—1991 гг. в Самур-Дивичинской низменности Азербайджана был собран новый вид рода *Asperula*. Далее приводится описание этого растения, вероятно, эндемичного для Восточного Кавказа.

Asperula azerbaidjanica N. Mam., R. Shach. et Sh. Velib. sp. nov. — Planta perēnnis radice palari. Innovationes griseo-virides, basi lignosae. Caules obtuse quadrangulares, prope basin ascendentes, 10—60 cm alti, in parte interiore papillis parvis tecti, supra subglabri. Folia (10) 15—25 (40) mm lg., 0.5—2 mm lt. Inflorescēntia paniculata, laxa. Bracteae liberae. Corolla 5—6 mm lg., infundibuliformis, flavescenti-roseola, extra tuberculis vesicariis dense tecta; tubus

corollae lobis 1.5—2-plo longior. Fructus 1.7—2.2 mm lg., tuberculis vesicariis parvis tectus, rubiginosus.

Typus: Caucasus, Azerbaidjan planities demissa Samur-Diviczi in calcareis zonae maritimae, 20 VIII 1990, N. A. Mamedov, R. T. Shachsuvarov, Sh. A. Velibecov (BAK, isotypus — LE).

Affinitas. Species *Asperulae aristatae* L. fil. proxima sed corolla minore tubo breviore, extra tuberculis vesicarilis dense tectadiffert.

Habitat in calcareis denudatis zonae maritimae et in arenosis maritimis conchiferis.

Многолетник со стержневым корнем. Вегетативные побеги серо-зеленые, в основании одревесневающие. Стебли тупочетырехгранные, у основания восходящие, 10—60 см выс., в нижней части покрытые мелкими сосочками, выше почти голые. Листья (10) 15—25(40) мм дл., 0.5—2 мм шир. Соцветие метельчатое, рыхлое. Прицветники свободные. Венчик 5—6 мм дл., воронковидный, желтовато-розоватый, снаружи густо покрытый пузыревидными бугорками: его трубка в 1.5—2 раза длиннее его лопастей. Плод 1.7—2.2 мм дл., покрыт мелкими пузыревидными бугорками, ржаво-буроватый.

Тип: Кавказ, Азербайджан, Самур-Дивичинская низменность, на выходах известняковых плит в приморской полосе, 20 VIII 1990, Н. А. Мамедов, Р. Т. Шахсуваров, Ш. А. Велибеков (BAK, изотип — LE).

Родство. Близок к *Asperula aristata* L. fil., от которого отличается более мелким венчиком с более короткой трубкой, снаружи густо покрытым пузыревидными бугорками (а не гладким).

Растет на известняковых обнажениях в приморской полосе и на приморских ракушечниковых песках.

Институт ботаники АН Азербайджана
Баку

Получено 25 VI 1992

УДК 582.949.1

А. Л. Буданцев

КОНСПЕКТ ТРИБЫ *NEPETEAE* (*LAMIACEAE*). РОДЫ *LOPHANTHUS*, *DRACOCEPHALUM*, *CEDRONELLA*, *SCHIZONEPETA* И *AGASTACHE*

A. L. BUDANTSEV. A SYNOPSIS OF THE TRIBE *NEPETEAE* (*LAMIACEAE*). THE GENERA *LOPHANTHUS*, *DRACOCEPHALUM*, *CEDRONELLA*, *SCHIZONEPETA* AND *AGASTACHE*

По результатам ревизии приведены системы родов *Lophanthus*, *Dracocephalum*, *Cedronella*, *Schizonepeta* и *Agastache* в полном объеме с описаниями надвидовых таксонов и списками видов.

Данная статья является продолжением серии публикаций (Буданцев, 1992, 1993), посвященных составу трибы *Nepetae* Benth.

Род *Lophanthus* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 194, p. p., emend. Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 234; А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 12 : 000.

Тип: *L. chinensis* Benth.

Полузонтики или ложные мутовки расставленные или сближенные, образующие кистевидные, колосовидные или яйцевидные соцветия; чашечка трубчатая или колокольчатая, неясно двугубая; трубка прямая, изнутри с кольцом волосков, в зеве прямая или скошенная; зубцы от треугольных до линейно-ланцетных, острые или заостренные; венчик розоватый или сине-фиолетовый; трубка короче или длиннее чашечки, к отгибу постепенно либо более или менее резко расширенная, скрученная на 180°; верхняя (здесь нижняя) губа прямая, на верхушке

выемчатая или глубоко двураздельная, короче нижней; нижняя (здесь верхняя) губа трехлопастная, центральная лопасть плоская или вогнутая, волнистая; все тычинки или задние (здесь передние) длиннее венчика или все короче венчика, прямостоячие; гнезда пыльников расходящиеся под острым углом или параллельные. Эремы ячеисто-морщинистые или плоскобугорчатые; рубчик дугообразный. Полукустарнички или многолетние травы с прямыми или восходящими побегами; листья цельные. 2n = 16.

Секция 1. *Lophanthus*. — А. Буданц. 1992, Бот. журн. 77, 11 : 73.

Чашечка обратноконическая или колокольчатая; зубцы треугольные или треугольно-ланцетные; трубка венчика прямая, короче или в 1.5 раза длиннее чашечки, в отгибе резко расширенная; губы венчика сильно расходящиеся; нижняя (морфологически верхняя) губа глубоко двураздельная.

Виды: *L. chinensis* Benth., *L. krylovii* Lipsky, *L. schrenkii* Levin, *L. schtschurowskianus* (Regel) Lipsky, *L. ouroumitanensis* (Franch.) Koczk. et Zuker., *L. tschimganicus* Lipsky, *L. allotrius* (Rech. f.) A. Budantz., *L. subnivalis* Lipsky, *L. tibeticus* C. Y. Wu et Y. C. Huang, *L. dschuparensis* (Bornm.) Levin, *L. sessilifolius* (Bunge) Levin.

Секция 2. *Psilonepeta* (Benth.) A. Budantz. 1993, Бот. журн. 78, 1 : 75. — *Nepeta* sect. *Psilonepeta* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 392.

Тип: *L. laxiflorus* (Benth.) Levin.

Чашечка трубчатая; зубцы линейно-ланцетные или ланцетные; трубка венчика изогнутая, в 2—2.5 раза длиннее чашечки, к отгибу слабо расширенная или не расширенная; нижняя (морфологически верхняя) губа короткая, прямая, выемчатая.

Виды: *L. laxiflorus* (Benth.) Levin, *L. michauxii* (Briq.) Levin, *L. depauperatus* (Boiss.) Levin, *L. adenocladus* (Bornm.) Levin; *L. archibaldii* (Rech. f.) A. Budantz., *L. iranshahrii* (Rech. f.) A. Budantz., *L. elegans* (Lipsky) Levin, *L. pinetorum* (Aitch. et Hemsl.) Levin, *L. hedgei* (Freitag) A. Budantz., *L. varzobicus* Koczk., *L. oxyodontus* (Boiss.) Levin.

Род *Dracocephalum* L. 1753, Sp. Pl.: 594, p. p.; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 261. — *Ruyschiana* Boerh. ex Mill. 1759, Gard., ed. 7. — *Moldavica* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 190. — *Zornia* Moench, 1794, Meth. Pl.: 410, p. p. — *Lallemantia* Fisch. et Mey. 1839, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 6 : 52.

Тип: *D. moldavica* L. typ. cons.

Ложные мутовки плотные или расставленные, образующие колосовидные или яйцевидные соцветия; чашечка трубчатая, неясно двугубая или резко двугубая; трубка прямая или слабо согнутая, изнутри голая, в зеве скошенная, между всеми зубцами или между зубцами нижней губы с желваками; зубцы от треугольных до ланцетных, острые или остевидно заостренные; центральный зубец верхней губы от ланцетного до широко обратнояйцевидного, в 1.5—3.5 раза шире боковых; венчик синий, сине-фиолетовый, розовый, пурпурный, палевый, беловатый; трубка короче или длиннее чашечки, к отгибу постепенно или резко расширенная; верхняя губа прямая или согнутая; средняя лопасть нижней губы широко обратнояйцевидная, плоская или выпуклая, по краю волнистая; тычинки короче или длиннее венчика; нити параллельные, восходящие под верхней губой или прямостоячие; гнезда пыльников расходящиеся на 180°, гладкие. Эремы продолговатые, складчато-морщинистые, ямчато-ячеистые, голые, к основанию суженные, на верхушке трехгранные, рубчик дугообразный. Многолетние или однолетние травы или полукустарнички; стебли простые или разветвленные, прямые или восходящие; листья цельные или перистые. 2n = 10, 12, 14, 20, 24, 28, 36, 72.

Предлагаемый вариант системы рода *Dracocephalum* основывается на опубликованных нами ранее обзорах этого рода (Буданцев, 1987, 1989, 1990) с

небольшими изменениями, которые появились в процессе работы по систематике родов трибы *Nepeteae*, а также на результатах изучения дополнительного материала.

Сравнительный анализ представителей родов *Dracocephalum* и *Lallemantia* показал, что различия между ними сводятся к наличию складок на лопастях верхней губы у видов рода *Lallemantia.* В остальном виды последнего обладают всеми признаками, характерными для видов *Dracocephalum.* К ним относятся остисто-зубчатые прицветники, уплощенные цветоножки, чашечка с желваками между зубцами и более широким центральным зубцом верхней губы, особенности формы эрем. Непосредственную связь между этими родами отмечали многие авторы, причем некоторые из них (Hooker, 1885; Меницкий, 1987) предлагали считать *Lallemantia* синонимом *Dracocephalum.* Мы признаем целесообразной такую точку зрения в отношении границ *Dracocephalum*, восстанавливая таким образом первоначальную родовую принадлежность подавляющего большинства видов *Lallemantia.*

Подрод 1. *Dracocephalum.* — C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 350; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 261.
Тип: тип рода.

Цветоножки в сечении округлые или слабо уплощенные; верхняя губа венчика согнутая или прямая, изнутри без складок; тычинки восходящие под верхней губой венчика; пыльники голые. Многолетние, однолетние травы или полукустарнички.

Секция 1. *Sinodracon* C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 350; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 261.
Тип: *D. tanguticum* Maxim.

Соцветия колосовидные, ложные мутовки 2—6-цветковые, сближенные; прицветники перисторассеченные, короче чашечки или равны ей; чашечка неясно двугубая; трубка прямая, с желваками между всеми зубцами; зубцы ланцетные или треугольно-ланцетные, острые или заостренные; центральный зубец верхней губы почти не отличается от боковых; венчик синий, лиловый, пурпурный; трубка длиннее чашечки; верхняя губа согнутая. Многолетние короткокорневищные травы; стебли прямые; листья перисто- или пальчатораздельные, сидячие или на коротких черешках.

Виды: *D. calophyllum* Hand.-Mazz., *D. taliense* Forrest ex W. W. Smith, *D. propinquum* W. W. Smith, *D. tanguticum* Maxim. (= *D. hookeri* Clarke ex Hook. f.), *D. forrestii* W. W. Smith, *D. isabellae* Forrest ex W. W. Smith.

Секция 2. *Calodracon* Benth. 1834. Lab. Gen. Sp.: 494, p. p.; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 261.
Лектотип: *D. grandiflorum* L. — Буданцев, цит. соч.

Соцветия продолговатые, яйцевидные или головчатые; ложные мутовки 2—4-цветковые; прицветники зубчатые или остисто-зубчатые, короче или длиннее чашечки; чашечка неясно двугубая, трубка прямая, с желваками между всеми зубцами; центральный зубец верхней губы от ланцетного до широкоэллиптического или трапециевидного; венчик синий, розовато-лиловый или фиолетовый; трубка длиннее чашечки; верхняя губа согнутая. Многолетние корневищные травы; стебли простые, в основании с прикорневой розеткой листьев на длинных черешках; стеблевые листья сидячие или на коротких черешках.

Виды: *D. wallichii* Sealy (= *D. velutinum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. microflorum* C. Y. Wu et W. T. Wang), *D. bullatum* Forrest ex Diels, *D. imbricatum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. purdomii* W. W. Smith, *D. truncatum* Sun ex C. Y. Wu, *D. rupestre* Hance, *D. grandiflorum* L., *D. wendelboi* Hedge, *D. formosum* Gontsch., *D. imberbe* Bunge, *D rigidulum* Hand.-Mazz.

Секция 3. *Palmata* A. Budantz. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 262.

Тип: *D. palmatum* Steph.

Соцветия продолговатые или яйцевидные; ложные мутовки 2—6-цветковые, сближенные или в нижней части расставленные; прицветники зубчатые, цельнокрайные или остисто-зубчатые, короче или длиннее чашечки; чашечка неясно двугубая; трубка согнутая, с желваками между всеми зубцами; центральный зубец верхней губы от ланцетного до широко обратнояйцевидного; венчик фиолетовый, лиловый, желтоватый; трубка длиннее чашечки или равна ей; верхняя губа дугообразно согнутая, длиннее нижней. Многолетние стержнекорневые травы или полукустарнички с прямыми или восходящими стеблями; листья цельные или перистораздельные, на коротких черешках.

Виды: *D. multicolor* Kom., *D. stellerianum* Hiltebr., *D. krylovii* Lipsky, *D. palmatum* Steph., *D. fragile* Turcz. ex Benth., *D. popovii* Egor. et Sipl.

Секция 4. *Confertodracon* A. Budantz. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 262.

Тип: *D. oblongifolium* Regel.

Соцветия продолговатые или яйцевидные; ложные мутовки 2—6-цветковые, сближенные; прицветники цельнокрайные или зубчатые, короче чашечки; чашечка неясно двугубая; трубка прямая, с желваками между всеми зубцами; центральный зубец верхней губы ланцетный или треугольно-ланцетный; венчик синий или розовый; трубка длиннее чашечки; верхняя губа согнутая. Многолетние стержнекорневые травы или полукустарнички с восходящими и ветвистыми от основания стеблями; листья цельные или перистораздельные, на коротких черешках или сидячие.

Виды: *D. oblongifolium* Regel, *D. scrobiculatum* Regel, *D. schischkinii* Strizh.

Секция 5. *Keimodracon* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 492, p. p.; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 264.

Лектотип: *D. pinnatum* L. — Буданцев, цит. соч.

Соцветия яйцевидные или шаровидные; ложные мутовки 2—6-цветковые, сближенные; прицветники крупнозубчатые или цельнокрайные, короче или длиннее чашечки; чашечка неясно двугубая; трубка прямая или согнутая, с желваками между всеми зубцами; центральный зубец верхней губы треугольно-яйцевидный, ланцетный, эллиптически-ланцетный, продолговато-яйцевидный или широко обратнояйцевидный; венчик синий, фиолетовый, розоватый; трубка равна чашечке или немного длиннее ее; верхняя губа прямая. Многолетние стержнекорневые травы со стелющимися или восходящими стеблями, образующими густые дерновинки; листья перистолопастные или крупногородчатые, на черешках.

Виды: *D. pinnatum* L., *D. junatovii* A. Budantz., *D. origanoides* Steph. subsp. *origanoides, D. origanoides* subsp. *bungeanum* (Schischk. et Serg.) A. Budantz., *D. palmatiodes* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. discolor* Bunge, *D. paulsenii* Briq., *D. kafiristanicum* Bornm., *D. botryoides* Stev., *D. aucheri* Boiss.

Секция 6. *Idiodracon* (Briq.) C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 363; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 262.

Лектотип: *D. nutans* L. — Буданцев, цит. соч.

Соцветия продолговатые или яйцевидные; ложные мутовки 2—15-цветковые, сближенные или расставленные; прицветники остисто-зубчатые или цельнокрайные, короче чашечки; чашечка неясно двугубая; трубка прямая или согнутая, с желваками между всеми зубцами; центральный зубец верхней губы ланцетный или широко обратнояйцевидный; венчик синий, лиловый, пурпурный, белый или желтоватый; трубка короче или длиннее чашечки; верхняя губа прямая или согнутая. Многолетние, однолетние или двулетние стержнекорневые травы или полукустарнички; стебли простые или ветвистые от основания; листья сидячие или на черешках.

Виды: *D. nutans* L. (= *D. nuristanicum* Rech. f. et Edelb.), *D. thymiflorum* L., *D. fruticulosum* Steph., *D. linearifolium* C. H. Hu, *D. psammophyllum* C. Y. Wu et W. T. Wang, *D. karataviense* Pavl. et Roldug., *D. pavlovii* Roldug., *D. nodulosum* Rupr. (=*D. lindbergii* Rech. f.), *D. hoboksarensis* G. J. Liu, *D. intregrifolium* Bunge, *D. aitchisonii* Rech. f.

Секция 7. *Cryptodracon* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 495. — Sect. *Dracocephalum* ser. *Cryptodracon* (Benth.) A. Budantz. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 265.

Тип: *D. parviflorum* Nutt.

Соцветия продолговатые; ложные мутовки 20—30-цветковые, сближенные или в нижней части расставленные; прицветники остисто-зубчатые, короче чашечки или равны ей; чашечка неясно двугубая; трубка прямая, с более крупными желваками между зубцами нижней губы; центральный зубец верхней губы продолговато-яйцевидный или обратнояйцевидный; венчик пурпурный; трубка короче чашечки; верхняя губа прямая. Однолетники; стебли прямые, в средней и верхней частях разветвленные; листья на черешках.

Монотипная секция.

По форме листьев, прицветников и габитусу этот вид близок к *D. moldavica* L. и *D. foetidum* Bunge [на этом основании он и был нами (Буданцев, 1987) помещен в секцию *Dracocephalum*], от видов типовой секции отличается неясной другубой чашечкой с более широким центральным зубцом верхней губы. Для *D. parviflorum* характерен также набор признаков, не встречающихся среди других видов рода (плотные, 20—30-цветковые ложные мутовки, своеобразное опушение чашечки, длинные волоски которого покрывают нижнюю часть трубки и желваки, в то время как остальная поверхность голая или коротко опушенная). В то же время в отличие от видов с неясно двугубой чашечкой с одинаковыми по размерам желваками у *D. parviflorum* желваки, расположенные между зубцами нижней губы, крупнее остальных. У видов типовой секции с резко двугубой чашечкой желваки между зубцами верхней губы отсутствуют. Своеобразную чашечку *D. parviflorum*, вероятно, можно рассматривать как переходную от неясно двугубой к резко двугубой.

Секция 8. *Dracocephalum*. — C. Y. Wu et W. T. Wang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 355; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 264, р. р.

Тип: тип рода.

Соцветия продолговатые; ложные мутовки 2—6-цветковые, расставленные; прицветники остисто-зубчатые, зубчато-городчатые или цельнокрайные, короче чашечки или равны ей; чашечка резко двугубая; трубка прямая, с желваками между зубцами нижней губы; зубцы верхней губы короткие, треугольные; зубцы нижней губы ланцетные или линейно-ланцетные, более длинные; венчик синий, сине-фиолетовый, палевый или беловатый; трубка длиннее чашечки или равна ей; верхняя губа согнутая. Однолетние, многолетние травы или полукустарнички; стебли прямые или восходящие, простые или разветвленные; листья цельные или перисторассеченные, на черешках или сидячие.

Виды: *D. moldavica* L., *D. foetidum* Bunge, *D. peregrinum* L., *D. bipinnatum* Rupr., *D. diversifolium* Rupr., *D. heterophyllum* Benth. subsp. *heterophyllum*, *D. heterophyllum* subsp. *ovalifolium* A. Budantz., *D. nuratavicum* Adylov, *D. spinulosum* M. Pop., *D. surmandinum* Rech. f., *D. subcapitatum* (O. Kuntze) Lipsky, *D. multicaule* Montbr. et Auch. ex Benth., *D. komarovii* Lipsky, *D. oligadenium* Bornm. et Gaubs, *D. polychaetum* Bornm., *D. setigerum* Boiss. et Huet, *D. renatii* Emberg.

Подрод 2. *Fedtschenkiella* (Kudr.) Schischk. 1954, Фл. СССР, 21 : 642; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 266.

Т и п: *D. stamineum* Kar. et Kir.

Цветоножки в сечении округлые; верхняя губа венчика короткая, изнутри без складок; тычинки прямостоячие, длинно выступающие из венчика; пыльники голые. Многолетние травы.

Монотипный подрод.

П о д р о д 3. *Ruyschiana* (Mill.) Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam, 4, 3a : 240; А. Буданц. 1987, Бот. журн. 72, 2 : 266.

Т и п: *D. ruyschiana* L.

Цветоножки в сечении округлые; верхняя губа венчика согнутая, изнутри без складок; тычинки скрыты под верхней губой венчика; пыльники опушенные. Многолетние короткокорневищные травы.

Виды: *D. ruyschiana* L., *D. argunense* Fisch. ex Link, *D. austriacum* L.

П о д р о д 4. Lallemantia (Fisch. et Mey.) A. Budantz. comb. nov. — *Lallemantia* Fisch. et Mey. 1839, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 6 : 52; Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 404; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 240.

Т и п: *D. canescens* L.

Цветоножки уплощенные; верхняя губа венчика прямая или согнутая; боковые лопасти верхней губы изнутри со складками; тычинки короче венчика; пыльники голые. Однолетние, реже многолетние (двулетние) травы.

Виды: *D. canescens* L. (= *Lallemantia canescens* (L.) Fisch. et Mey.); *D. ibericum* Bieb. (= *Lallemantia iberica* (Bieb.) Fisch. et Mey); *D. peltatum* L. (= *Lallemantia peltata* (L.) Fisch. et Mey.); *D. royleanum* Benth. (= *Lallemantia royleana* (Benth.) Benth.); **D. baldshuanicum (Gontsch.) A. Budantz. comb. nov.** (*Lallemantia baldshuanica* Gontsch. 1935, Тр. Тадж. базы АН СССР, 2 : 184).

Р о д *C e d r o n e l l a* Moench, 1794, Meth. Pl.: 411; Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 502; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 405, p. min. p.; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 235.

Т и п: *C. canariensis* (L.) Webb. et Berth.

Ложные мутовки сближенные, образующие колосовидные или яйцевидные соцветия; чашечка трубчатая, правильная; трубка прямая, в зеве прямая, изнутри голая; зубцы треугольные или треугольно-ланцетные, острые или с коротким трехгранным заострением; венчик светло-розовый; трубка длиннее чашечки, к отгибу резко расширенная; верхняя губа слабо согнутая; средняя лопасть нижней губы вогнутая, обратнояйцевидная, на верхушке волнистая, слегка выемчатая; тычинки короче венчика; нити параллельные, восходящие под верхней губой; гнезда пыльников параллельные, гладкие. Эремы эллиптические, сетчатые, в основании усеченные; дорсальная поверхность и верхушка покрыты железками; рубчик треугольный. Многолетние травы; стебли прямые; листья тройчатые. 2n = 10.

Монотипный род.

Р о д *Cedronella*, произрастающий в реликтовых вечнозеленых лавровых лесах на Канарских о-вах и о-ве Мадейра, занимает обособленное положение в трибе *Nepeteae*. По форме венчика он близок к видам рода *Dracocephalum*, с которым он сближается также по числам хромосом (основное число хромосом, кратное 5, отмечено только у этих родов). В то же время *C. canariensis* отличается параллельными гнездами пыльников, что встречается у видов восточноазиатских по происхождению родов *Meehania* Moench и *Agastache* Clayton ex Gron., а также рядом других особенностей (тройчатые листья, зубцы чашечки с трехгранными остроконечиями, железистые эремы с треугольным рубчиком). Для эндемичных

видов флоры Макаронезии характерно, с одной стороны, их изолированное положение в системах родов, с другой — связи с родами, произрастающими в географически отдаленных районах (Тахтаджян, 1978; Kunkel, 1980; Bramwell, 1985). К числу таких эндемиков принадлежит и род *Cedronella*, в меньшей степени связанный с относительно богато представленными в Западном Средиземноморье видами рода *Nepeta* и сближающийся с восточноазиатско-североамериканскими родами *Agastache* и *Meehania*. [Единственный вид рода *Dracocephalum* (*D. renatii*), произрастающий в этом регионе (горы Среднего Атласа) и географически сильно изолированный от остальных родственных ему видов из типовой секции, распространенных к востоку от Малой Азии, имеет мало общих черт с *C. canariensis*].

Род *Schizonepeta* (Benth.) Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 235. — *Nepeta* sect. *Schizonepeta* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 468; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 370. — *Saussuria* Moench, 1794, Meth. Pl.: 388, non *Saussurea* DC.

Лектотип: *S. annua* (Pall.) Schischk. — Буданцев, h. l.

Ложные мутовки сближенные, образующие колосовидные соцветия; чашечка обратноконическая, правильная или неясно двугубая; трубка прямая, изнутри голая, в зеве прямая или слабо скошенная, с желваками между зубцами; зубцы от треугольных до линейно-ланцетных, острые или коротко остисто-заостренные; венчик сине-фиолетовый, палевый или грязно-белый; трубка короче или едва длиннее чашечки, к отгибу довольно резко расширенная; верхняя губа прямая; средняя лопасть нижней губы широко обратнояйцевидная, плоская или слегка вогнутая, слабо выемчатая, цельнокрайная или волнисто-зубчатая; нити задних тычинок восходящие под верхней губой венчика, едва длиннее венчика; нити передних тычинок наклонены вперед, короче венчика; гнезда пыльников расходящиеся под прямым или острым углом. Эремы продолговатые, складчато-морщинистые, голые; рубчик округлый. Многолетние или однолетние травы с прямыми или восходящими побегами; листья от цельных до дважды перисто-рассеченных.

Виды: *S. multifida* (L.) Briq.; *S. tenuifolia* (Benth.) Briq.; *S. annua* (Pall.) Schischk.

Род *Agastache* Clayton ex Gron. 1762, Fl. Virgin.: 88; O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 511; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 234. — *Lophanthus* Benth. 1829, Bot. Reg. 15 : sub N 1282, p. p., non Adans.; idem, 1834, Lab. Gen. Sp.: 462, p. p. quoad sect. *Chiastandra*. — *Vleckia* Rafin. 1837, Fl. Tell. 3 : 89, p. p. — *Deckinia* Mart. et Gal. 1844, Bull. Acad. Sci. Bruxelles, 11, 2 : 196. — *Brittonastrum* Briq. 1896, l. c.: 234.

Лектотип: *A. nepetoides* (L.) O. Kuntze.

Ложные мутовки или полузонтики сближенные, образующие колосовидные или кистевидные соцветия; чашечка трубчатая, обратноконическая или колокольчатая, правильная или неясно двугубая; трубка прямая, изнутри голая, в зеве прямая или скошенная; зубцы от треугольных до шиловидных, острые или заостренные, на верхушке слегка утолщенные или плоские; венчик розовый, пурпурный, сине-фиолетовый, палевый; трубка короче или длиннее чашечки, к отгибу постепенно расширенная; верхняя губа прямая; средняя лопасть нижней губы широко обратнояйцевидная, плоская, цельнокрайная, волнистая, бахромчато-зубчатая или двураздельная; тычинки короче или длиннее венчика; все нити параллельные, восходящие под верхней губой венчика, или задняя пара наклонена вперед; гнезда пыльников параллельные; поверхность гладкая. Эремы

продолговатые, морщинисто-ячеистые, на верхушке волосистые, у основания со складкой; рубчик округлый. Многолетние травы или полукустарнички с прямыми или восходящими побегами; листья цельные. 2n = 18.

Секция 1. *Agastache*. — Lint and Epling, 1945, Amer. Midl. Nat. 33, 1 : 217.
Тип: тип рода.

Задняя пара тычинок наклонена вперед, передняя восходящая, все тычинки на 1/3 выставляющиеся из венчика.

Виды секции *Agastache* рассматриваются нами в составе 2 подсекций. Представители подсекции *Agastache* с треугольными, острыми или туповатыми зубцами чашечки, морфологически хорошо отграничены друг от друга и в Новом Свете распространены главным образом на северо-востоке США и в прилегающих районах Канады, и лишь *A. anethiodora* (Nutt.) Britton занимает территорию, охватывающую юг Канады и центр США. Виды подсекции *Oxyodontae* (Briq.) A. Budantz., которые отличаются от видов типовой подсекции более узкими, длинно заостренными зубцами чашечки, группируются вокруг *A. urticifolia* (Benth.) O. Kuntze и более слабо обособлены, за исключением *A. cusickii* (Greenman) Heller. Близость *A. urticifolia*, *A. occidentalis* (Piper) Heller и *A. parvifolia* Eastwood была подтверждена результатами исследований, направленных на получение искусственных гибридов между видами этого рода (Vogelmann, 1985), а также результатами биосистематического их изучения (Vogelmann, Gastony, 1987). Виды подсекции *Oxyodontae* распространены на западе США от Береговых хребтов и Каскадных гор на севере до севера Калифорнии, включая Большой Бассейн.

Подсекция 1. *Agastache*. — Gen. *Agastache* Clayton ex Gron. § *Amblyodonta* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 234.
Тип: тип рода.

Зубцы чашечки треугольные, острые или туповатые.

Виды: *A. rugosa* (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, *A. anethiodora* (Nutt.) Britton, *A. scrophulariifolia* (Willd.) O. Kuntze, *A. nepetoides* (L.) O. Kuntze.

Подсекция 2. Oxyodontae (Briq.) A. Budantz. comb. nov. — Gen. *Agastache* Clayton ex Gron. § *Oxyodonta* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 234, p. p.
Тип: *A. urticifolia* (Benth.) O. Kuntze.

Зубцы чашечки треугольно-ланцетные или линейно-ланцетные, длинно заостренные.

Виды: *A. urticifolia* (Benth.) O. Kuntze, *A. occidentalis* (Piper) Heller, *A. parvifolia* Eastwood, *A. cusickii* (Greenman) Heller.

Секция 2. *Brittonastrum* (Briq.) Lint et Epling, 1945, Amer. Midl. Nat. 33, 1 : 217; R. Sanders, 1987, Syst. Bot. Monogr. 15 : 27. — Gen. *Brittonastrum* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 234.
Тип: *A. mexicana* (Humbold, Bonpland et Kunth) Lint et Epling.

Все тычинки параллельные, скрытые под верхней губой венчика, или задние коротко выставляющиеся.

Виды: *A. mexicana* (Humbold, Bonpland et Kunth) Lint et Epling, *A. pallida* (Lindl.) Cory, *A. eplingiana* R. Sanders, *A. coccinea* (Greene) Lint et Epling, *A. palmeri* (B. L. Robinson) Lint et Epling, *A. mearnsii* Wooton et Standley, *A. pallidiflora* (Heller) Rydberg subsp. *pallidiflora*, *A. pallidiflora* subsp. *neomexicana* (Briq.) Lint et Epling, *A. pringlei* (Briq.) Lint et Epling, *A. breviflora* (A. Gray) Epling, *A. cana* (W. J. Hooker) Wooton et Standley, *A. rupestris* (Greene) Standley, *A. aurantiaca* (A. Gray) Lint et Epling, *A. micrantha* (A. Gray) Wooton et Standley, *A. wrightii* (Greenman) Wooton et Standley.

В монографии, посвященной видам секции *Brittonastrum*, R. Sanders (1987) рассматривает их в составе 5 рядов (серий): *Brittonastrum, Pallidae* R. Sanders, *Mearnsinae* R. Sanders, *Canae* R. Sanders и *Micranthae* R. Sanders. В то же время степень морфологической дифференциации этих серий выражена неодинаково. В большей степени обособлены виды серий *Canae* и *Micranthae*, что было подтверждено также результатами кладистического анализа рода *Agastache* (Sanders, 1981). Представители ряда *Canae* (*A. cana*, *A. rupestris* и *A. aurantiaca*) отличаются от других видов секции цветками, собранными в полузонтики, и более или менее густым опушением листьев. Виды этой серии приурочены главным образом к верхней границе пустынной растительности, сухим склонам и каньонам; они входят в состав группировок склерофильных видов *Quercus* L. К основным отличительным особенностям видов ряда *Micranthae* относятся короткая, почти двугубая чашечка и незначительный по размерам венчик (особенно у *A. micrantha*) с заключенной в чашечку трубкой. *A. micrantha* и близкий к нему *A. wrightii* произрастают на хорошо дренированных участках саванн, а также на каменистых склонах в поясе дубовых лесов. Остальные серии, виды которых обитают в основном в лиственных и хвойных (преимущественно в сосновых) лесах, на каменистых и гумидных склонах гор, отличаются более мелкими, часто перекрывающимися признаками. Так, монотипный ряд *Pallidae* отличается короткими по отношению к трубке зубцами чашечки. Короткие треугольные зубцы характерны также для *A. pallidiflora* (серия *Mearnsinae*) и *A. aurantiaca.* В основу выделения ряда *Mearnsinae* были положены такие признаки, как обратноконическая или колокольчатая трубка чашечки с хорошо заметными выпуклыми жилками и бледный венчик различной окраски. При изучении гербарного материала по видам секции *Brittonastrum* было показано, что толщина жилок чашечки в большей степени зависит от состояния ее развития и увеличивается ко времени плодоношения. По мере созревания плодов меняется и форма трубки чашечки: она становится цилиндрической, что в определенной степени ограничивает возможность использования этого признака в качестве диагностического. Лишь у *A. eplingiana* и *A. palmeri*, входящих в состав типового ряда, цилиндрическая трубка чашечки остается неизменной. Установление границ рядов *Brittonastrum, Mearnsinae* и *Pallidae* во многом усложняется из-за наличия переходных форм у большинства видов, составляющих эти серии. Существование таких форм является, вероятно, следствием гибридизационных процессов, которые легко происходят между многими видами секции как в естественных условиях (Sanders, 1987), так и при интродукции (Vogelmann, 1985). По мнению Sanders, гибридное происхождение имеют *A. coccinea* и *A. mearnsii*. По-видимому, более целесообразно рассматривать виды секции *Brittonastrum* в составе 3 подсекций — *Canae, Micranthae* (в границах одноименных серий) и *Brittonastrum*, которая, помимо типового ряда, включала бы в себя серии *Pallidae* и *Mearnsinae*. Однако для окончательного решения этого вопроса требуется более полный фактический материал по этому роду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Система рода *Dracocephalum* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 260—267. — *Буданцев А. Л.* Конспект рода *Dracocephalum* L. (*Lamiaceae*). 1 // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 135—142. — *Буданцев А. Л.* Конспект рода *Dracocephalum* L. (*Lamiaceae*). 2 // Нов. сист. высш. раст. 1990. Т. 27. С. 125—135. — *Буданцев А. Л.* Конспект трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*). Роды *Meehania, Glechoma, Drepanocaryum, Marmoritis* и *Hymenocrater* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 118—128. — *Буданцев А. Л.* Конспект рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 91—105. — *Меницкий Ю. Л.* Сем. *Lamiaceae* // Флора Армении. Ереван: Наука, 1987. Т. 8. С. 7—163. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Bramwell D.* Contribution a la biogeografia de las Islas Canarias // Bot. macaronesica. 1985. N 14. P. 3—34. — *Hooker J. D.*

The flora of British India. Vol. 4. London, 1885. 780 p. — *Kunkel G.* Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt. Stuttgart; N. Y., 1980. 185 S. — *Sanders R. W.* Cladistic analysis of *Agastache* (*Lamiaceae*) // Advances in cladistics. N. Y., 1981. P. 95—114. — *Sanders R. W.* Taxonomy of *Agastache* sect. *Brittonastrum* (*Lamiaceae—Nepeteae*) // Syst. Bot. Monogr. 1987. Vol. 15. P. 1—92. — *Vogelmann J. E.* Crossing relationships among North American and Eastern Asian populations of *Agastache* sect. *Agastache* (*Labiatae*) // Syst. Bot. 1985. Vol. 10. N 4. P. 445—452. — *Vogelmann J. E., Gastony G. J.* Electrophoretic enzyme analysis of North American and Eastern Asian populations of *Agastache* sect. *Agastache* (*Labiatae*) // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 3. P. 385—393.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VII 1992

УДК 582.675

Д. Р. Костырко, З. С. Горлачева

НОВАЯ ФОРМА ВИДА *CLEMATIS MANSCHURICA* (*RANUNCULACEAE*)

D. R. KOSTIRCKO, Z. S. GORLACHEVA. A NEW FORM OF *CLEMATIS MANSCHURICA* (*RANUNCULACEAE*)

Приведено описание новой формы вида *Clematis manschurica*, выращенной из семян, полученных из Ботанического сада АН Узбекистана (г. Ташкент), под названием *Clematis recta*.

В процессе идентификации видов рода *Clematis* L. коллекции Донецкого ботанического сада АН Украины (ДБС) выделена новая форма, выращенная из семян, полученных в 1977 г. из Ботанического сада АН УзССР (г. Ташкент), под названием *C. recta* L. На 3-й год жизни растения вступили в генеративную фазу и по многим систематическим признакам (жизненная форма, рассеченность листьев, форма и опушение листовой пластинки, форма чашелистиков, тип опушения) оказались близкими к виду *C. manschurica* Rupr. Вместе с тем исследуемые растения отличаются от вида *C. manschurica* более поздними сроками цветения и плодоношения; степенью опушения побегов, цветоножек, чашелистиков; формой и размерами плодиков.

При более детальном сравнительном изучении характера и степени опушения цветоножек и чашелистиков выявлено, что исследуемые образцы по этим признакам ближе к виду *C. vitalba* L. Возникло предположение о гибридном происхождении этих образцов (в результате гибридизации между *C. manschurica* и *C. vitalba*). Для уточнения этого предположения у названных видов и у критических экземпляров была изучена морфология пыльцевых зерен, так как она несет ценную информацию о родстве таксонов и мало подвержена влиянию внешних условий (Мейер, Филина, 1987).

Пыльцу для анализа отбирали из гербария, собранного на коллекционном участке лиан ДБС. Часть пыльцы обработали водно-спиртовым методом (Смольянинова, Голубкова, 1950) и на ней измеряли толщину экзины, изучали форму и размеры борозды. Измерения полярной оси и экваториального диаметра проводили на сухой пыльце по методу M. Fergusson и E. Coolidge (1932). Препараты изучали с помощью светового микроскопа МБР-3. Измерения выполняли винтовым окуляр-микрометром МОВ-1-15.

Анализ показал, что пыльца изучаемых растений отличается от пыльцы обоих видов формой пыльцевых зерен и толщиной экзины, однако по размерам ваториального диаметра, полярной оси и ширине борозды она ближе к пыльце *manschurica* (см. таблицу).

Согласно набору систематических признаков, по которым исследуемая форма отличается от близкого к ней вида *C. manschurica*, можно предположить, что мы имеем дело с самостоятельным видом. Однако отсутствие сведений об ареале,

Сравнительная характеристика пыльцевых зерен видов рода *Clematis*

Признаки пыльцевых зерен	Таксоны		
	C. manschurica	*C. vitalba*	критические образцы клематиса
Тип апертур	3-бороздные	3-бороздные	3-бороздные
Форма пыльцевого зерна	Шаровидная	Широкоэллиптическая	Эллиптическая
Экваториальный диаметр, мкм	17.8–21.8 / 20.1 ± 0.2	15.5–17.2 / 16.6 ± 0.1	17.6–20.1 / 18.3 ± 0.2
Полярная ось, мкм	26.9–30.7 / 28.8 ± 0.2	20.9–23.8 / 21.9 ± 0.2	25.8–29.5 / 27.6 ± 0.2
Толщина экзины, мкм	1.7–2.2 / 1.9 ± 0.04	1.2–1.7 / 1.5 ± 0.03	2.0–2.6 / 2.2 ± 0.03
Ширина борозд, мкм	3.2–3.7 / 3.5 ± 0.4	4.8–5.2 / 4.9 ± 0.2	3.2–4.0 / 3.9 ± 0.1

Примечание. В числителе — крайние, в знаменателе — средние значения признаков.

несмотря на неоднократно сделанные запросы в Ботанический сад г. Ташкента, не позволило нам принять решение о ее видовом статусе.

Как указывал В. Л. Комаров (1903), *C. manschurica* отличается вариабельностью по форме листовой пластинки и ее основания (клиновидное, слабосердцевидное), а также по сложности строения листьев (тройчатые, перистые или простые у однолетних растений). Все эти вариации отмечены нами у экземпляров *C. manschurica*, произрастающих в коллекции лиан ДБС. По нашим наблюдениям, данный вид сильно варьирует также по степени опушения цветоносов, листьев, плодиков. Все это позволило нам считать исследуемые образцы близкими к виду *C. manschurica* и описать их как его форму.

Далее приводим краткий латинский диагноз признаков формы, по которым она отличается от вида, и полное ее описание.

C. manschurica Rupr. f. pubescens Kostircko et Gorlacheva f. nov. — A *C. manschurica*, cui affinis est, caulibus pedunculisque densius pilosis, sepalis subtus ubique pilosis, nervis pluribus, carpellis majoribus ovalibus necnon phaenologia differt.

Typus: Area collectanea «Lianae perennes» horti botanici Acad. sci. Ucrainae (Donetzk). E seminibus anno 1977 e Korto botanico Acad. sci. Uzbekistaniae (Taschkent) receptis exculta. 29 VIII 1991, D. Kostirco et Z. Gerlacheva (Donetzk, isotypus — LE).

От близкого вида *C. manschurica* отличается более густым опушением побегов и цветоносов. Чашелистики снизу опушены по всей поверхности, жилок на чашелистиках больше. Плодики крупнее, овальные. Отличается также фенологией.

Тип: Донецкий ботанический сад АН Украины; выращен из семян, полученных из г. Ташкента; коллекционный участок «Многолетние лианы», 29 VIII 1991, Д. Костырко, З. Горлачева (Донецк, изотип — LE).

Травянистый многолетник 2—2.5 м выс., лазящий с помощью черешков листьев; побеги бороздчатые, густо опушены в узлах, особенно густо опушены молодые побеги и цветоносы; листья перисторассеченные, с цельными дольками, на черешках, слегка кожистые, ланцетно-яйцевидные, с клиновидным или слабо сердцевидным основанием, наверху коротко заостренные, с обеих сторон с редкими волосками. Цветки мелкие, 2.0—2.8 см в диам., собранные по 3—7 в концевые и пазушные соцветия; чашелистики с 6—7 жилками, белые, продолговатые, к основанию суженные, на верхушке округлые, с нижней стороны рассеянно опушенные по всей поверхности, по краю густо белоопушенные. Плодики овальные, 5—6 мм дл., сжатые, с утолщенным ободком и перистоопушенным столбиком

до 2 см дл., густо опушенные, светло-коричневые. Цветет в мае—сентябре, плоды созревают в сентябре—ноябре. Цветение и плодоношение обильные. На зиму побеги отмирают, но с началом весны возобновляются. Растения засухоустойчивые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. 2. Спб.: Типо-литография Герольд, 1903. 787 с. — *Мейер Н. Р., Филина Н. И.* Признаки пыльцы и спор в систематике // Итоги науки и техники. 1987. Т. 6. С. 138—172. — *Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф.* К методике исследования пыльцы // ДАН СССР. 1950. Т. 75. Вып. 1. С. 125—126. — *Fergusson M. C., Coolidge E. B.* A cytological and a genetical study of *Petunia*. IV. Pollen grains and the method of studing of them // Amer. J. Bot. 1932. Vol. 19. N 7. P. 644—658.

Донецкий ботанический сад
АН Украины

Получено 17 III 1992

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9.47 + 57) : 582.29

M. P. Zhurbenko, U. Søchting

CALOPLACA TORNOËNSIS AND *CALOPLACA SPITSBERGENSIS* (*LICHENES*), THE TWO LICHEN SPECIES FROM THE TAIMYR PENINSULA NEW TO RUSSIA

М. П. ЖУРБЕНКО, У. СОХТИНГ. CALOPLACA TORNOËNSIS И CALOPLACA SPITSBERGENSIS (*LICHENES*) — ДВА НОВЫХ ДЛЯ РОССИИ ВИДА ЛИШАЙНИКОВ С ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР

Two lichen species are reported from the Taimyr Peninsula, Siberian Arctic as new to Russia and briefly described

During the summer of 1990 the first author collected lichens in the region of the west coast of Taimyr Peninsula, regarded by B. A. Yurtsev et al. (1978) as arctic tundra. In the revision of specimens of the lichen genus *Caloplaca* from this collection U. Søchting (Søchting et al., 1992) identified two species — *C. tornoënsis* and *C. spitsbergensis*, which seem to be new to Russia. The two species are described below mainly based on the cited collections. The specimens are deposited at the Lichen Herbarium of the Komarov Botanical Institute in St.-Petersburg (LE).

Caloplaca tornoënsis H. Magn.

Thallus whitish, poorly developed. Apothecia 0.2—0.5 mm diam., sparse or more or less aggregated, flat or more often slightly convex, sessile with a narrow base. Disk dark yellowish greenish or brownish to rusty or orange red, granulose, sometimes glossy. Margin persistant, thin or more frequently rather thick, level with disc or more ofter prominent, dark grey to black, glossy. Apothecia lecanorine with algae at the base of the excipulum. Hymenium about 70—80 μm high, mostly hyaline or at the upper part darkened with coarse granular, yellow brown epipsamma. Hypothecium hyaline. Outer wall of excipulum dark. Spores oblong-ellipsoid, 17—20 × × 6—7.5 μm, polarilocular. Septum 1—2 μm thick. (Fig.)

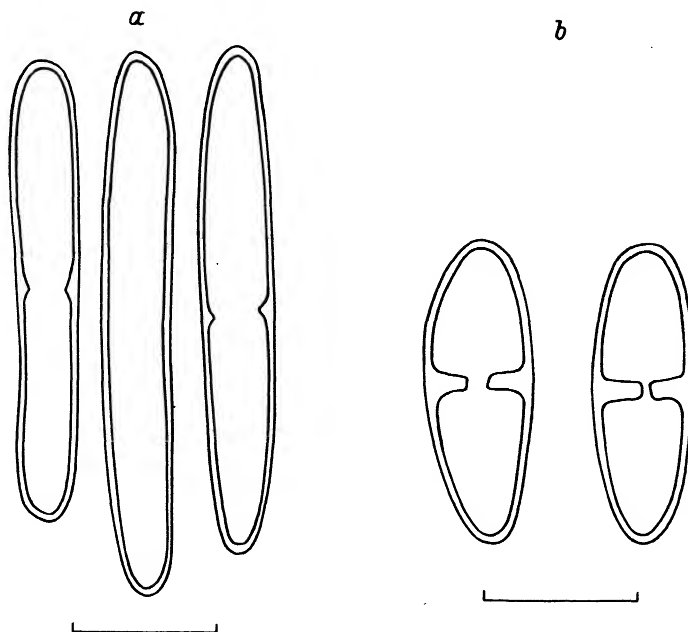
On mosses of the genera *Andreae* or *Grimmia* growing on acid rocks in late melting situations, associated with *Caloplaca tetraspora* (Nyl.) Oliv.

Distribution: Greenland, Europe (Svalbard, Sweden), Asia (Taimyr), North America (Canada) (Søchting et al., 1992).

Caloplaca tornoënsis is not very rare in the well investigated areas of northern Europe, but it is restricted to a rather narrow ecological niche. We expect that *C. tornoënsis* is also not rare in the Russian Arctic.

Its appearance is very similar to *C. nivalis*, which grows in the same habitats, but can be easily distinguished by the spore characters. The differences between the two species are outlined below:

— Spores vermicular, 27—32 × 4—5 μm, usually only with traces of septum at the middle . . . . *C. nivalis*.



Spores of *Caloplaca nivalis* (*a*) and *C. tornoënsis* (*b*) (From: Hansen et al., 1987).
Bar: *a, b* — 10 μm.

— Spores oblong-ellipsoid, 16—20 × 6—8 μm, usually with distinct septum, 1—2 μm thick . . . . *C. tornoënsis.*

Investigated specimens: West Taimyr, coast of the Eniseiskii Gulf, at the mouth of River Ragozinka, ca. 30 m a. s. l. 72°42′ N, 80°51′ E. Stone field at the base of rocky outcrops in tundra in late melting situation, on moss on stones, 18 VII 1990; West Taimyr, region of the lower stream of River Right Uboinaia, 73°25′N, 82°51′ E. Mountain with mark 217 m, ca. 100 m a. s. l., stone field, on moss on stones, 5 VIII 1990.

Caloplaca spitsbergensis H. Magn.

Thallus poorly developed. Apothecia aggregated to conglomerated, lecanorine, sessile with a narrow base, 0.2—0.8 mm diam. Disk rusty red, usually more or less convex, rarely flat. Proper margin concolourous with the disk or somewhat lighter, thin, slightly prominent or excluded. Sometimes with traces of a whitish-greyish thalline margin. Hymenium 60—70 μm high, hyaline or occasionally yellowish in the upper part, with thick layer of coarse yellowish brown epipsamma. Hypothecium hyaline. Spores 8 per ascus, narrow ellipsoid, 11—15 × 5—6 μm, polarilocular. Septum 3—4 (5) μm wide.

On naked lignum (driftwood) together with *C. ammiospila* (Ach.) Oliv. and *C. fraudans* (Th. Fr.) Oliv.

Distribution: Greenland, Europe (Svalbard), Asia (Taimyr), North America (Hansen et al., 1987).

C. spitsbergensis is known as yet from the sparse findings on lignum, mainly on driftwood, in the Arctic. The taxon requires further investigation. During determination of the specimens it was sometimes difficult to distinguish the species from *C. ammiospila*, which is fairly abundant on the driftwood in this area, and

which grows together with the first species. The two species are distinguished as follows:

— Apothecia more or less aggregated and angulate, usually up to 0.7 mm diam.; spores 5—6 μm wide . . . . *C. spitsbergensis.*
— Apothecia dispersed to aggregated, more regularly rounded, diam. about 1 mm or more; spores 5—9 μm wide . . . . *C. ammiospila.*

I n v e s t i g a t e d s p e c i m e n s: West Taimyr, coast of Eniseiskii Gulf, mouth of river Ragozinka, 72°48′ N, 80°53′ E. On lignum of driftwood, 4 VII 1990.

We acknowledge the leaders of the expedition N. V. Matveeva and L. L. Zanoha for their help in reaching these remote arctic areas.

LITERATURE CITED

Hansen E. S., Poelt J., Søchting U. Die Flechtengattung *Caloplaca* in Grönland // Meddelelser om Grønland, Bioscience 25. 1987. 52 S. — *Søchting U., Zhurbenko M. P., Hansen E. S.* Notes on the genus *Caloplaca* in the Siberian Arctic // Graphis Scripta. 1992. Vol. 4. P. 30—32. — *Yurtsev B. A., Tolmatchev A. I., Rebristaja O. V.* The floristic delimitation and subdivision of the Arctic // The Arctic floristic region. L.: Nauka, 1978. P. 9—104.

Komarov Botanical Institute RAS
St.-Petersburg
Institute of Thallophytes
University of Copenhagen, Denmark

Received 20 IV 1992

УДК 581.9 (470.44/.47) : 582.542

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 2

В. Б. Голуб, Е. В. Кузьмина

ДВА ВИДА ИЗ СЕМЕЙСТВА *CYPERACEAE*, НОВЫХ ДЛЯ НИЗОВИЙ ВОЛГИ

V. B. GOLUB, E. V. KUZMINA. TWO SPECIES FROM THE *CYPERACEAE* FAMILY NEW FOR THE UNDER CURRENT OF THE VOLGA

Сообщается о встреченных в посевах риса видах *Scirpus mucronatus* и *Cyperus difformis*, новых для низовий Волги.

Проводимые нами с 1988 г. в Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги геоботанические исследования растительных сообществ рисовых посевов позволили выявить 2 ранее здесь не отмечавшихся вида из сем. *Cyperaceae* — *Scirpus mucronatus* L. и *Cyperus difformis* L. Оба вида — почти космополиты; ближайшие их местонахождения — Кавказ и юг Украины (Егорова, 1976).

В настоящее время *Scirpus mucronatus* и *Cyperus difformis* обычны в посевах риса в Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги в Харабалинском, Красноярском, Володарском и Камызякском районах Астраханской обл.

Анализ литературных сведений о растительности рисовых агроценозов свидетельствует о том, что *Scirpus difformis* является диагностическим видом для класса Orysetea sativae Miyawaki 1960 как в южном, так и в северном полушарии Земли. *Cyperus mucronatus* характерен только для европейских сообществ этого класса (Miyawaki, 1960; Ubrizsy, 1961; Дзюба, 1989). Приуроченность *Scirpus difformis* и *Cyperus mucronatus* к посевам риса дает основание предполагать, что оба вида были занесены в низовья Волги с семенным материалом.

Следует заметить, что это не первый случай обогащения водной и водно-болотной флоры низовий Волги, вызванный антропогенным фактором. В 1935 г. здесь впервые был встречен вид *Elodea canadensis* Michx. (Доброхотова, 1940), в 50-х годах — *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf (Сафонов, 1983), позже отмечен *Echinochloa oryzoides* (Ard.) Fritsch (Цвелев, 1974), а в 1989—1991 гг. во внутренних водоемах г. Астрахани появился тропический вид *Pistia stratioides* L. (Пилипенко, Цвелев, 1992).

В заключение авторы выражают благодарность Т. В. Егоровой за помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дзюба Т. П. Классификация сорной растительности рисовых полей Причерноморья // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 6. С. 26—30. — *Доброхотова К. В.* Ассоциации высших водных растений как фактор роста дельты Волги // Тр. Астраханск. заповед. 1940. Вып. 3. С. 13—78. — *Егорова Т. В.* *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 83—218. — *Пилипенко В. Н., Цвелев Н. Н.* К находке еще одного тропического вида (*Pistia stratioides*) в дельте р. Волги // Тез. докл. Итоговой науч. конф. АГПИ им. С. М. Кирова. Астрахань, 1992. С. 54. — *Сафонов Т. Е.* Новые адвентивные растения во флоре Астраханской области // Бюл. Гл. бот. сада. 1983. Вып. 124. С. 48—49. — *Цвелев Н. Н.* Сем. 180. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — злаки // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 2. С. 117—369. — *Miyawaki A.* Pflanzensoziologische Untersuchungen über Reisseld-Vegetation auf den Japanischen Inseln mit vergleichender Betrachtung Mitteleuropas // Vegetatio. 1960. Bd 9. F. 6. S. 345—402. — *Ubrizsy G.* Unkrautvegetation der Reiskulturen in Ungarn // Acta Bot. Hung. 1961. T. 7. F. 1-2. S. 175—220.

Институт экологии Волжского бассейна
Тольятти

Получено 25 VI 1992

УДК 581.9 (571.5)

М. М. Иванова, М. Г. Азовский, В. Н. Моложников

О ВТОРОЙ НАХОДКЕ *VIOLA INCISA* (*VIOLACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

M. M. IVANOVA, M. G. AZOVSKY, V. N. MOLOZNIKOV. ON THE SECOND RECORD OF *VIOLA INCISA* (*VIOLACEAE*) IN THE CENTRAL SIBERIA

Обнаружена *Viola incisa* в классическом местонахождении более чем через 150 лет после первой находки ее Н. С. Турчаниновым. Приведен полный видовой состав участка, где произрастает фиалка. Подсчитано число особей разных возрастных групп на пробных площадках. Приведены некоторые морфологические показатели фиалки надрезанной.

Образцы *Viola incisa* Turcz. были найдены Н. С. Турчаниновым в 1838 г. на берегу Байкала у с. Голоустного близ устья одноименной реки. В настоящее время в России известно несколько значительно удаленных друг от друга изолированных местонахождений этого редкого вида, занесенного в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). В последней фиалка надрезанная отмечена в Красноярском крае (на берегу оз. Инголь и в окр. с. Есаулово), в Туве (окр. г. Кызыл в пойме р. Енисей), в Алтайском крае (окр. г. Горно-Алтайска и с. Белокурихи). Произрастает она также в Казахстане на Нарымском хр. В Иркутской обл. и вообще в Центральной Сибири классическое местонахождение фиалки надрезанной является единственно достоверным. Правда, в «Красной книге РСФСР» (1988) приведена ее находка близ пос. Лиственничное, по-видимому, по М. Г. Попову (1957), который указывает этот

вид для долины р. Крестовки в пос. Лиственничное. Однако этих гербарных образцов мы не видели. Указания Попова (1957), М. Г. Попова, В. В. Бусик (1966) и других авторов о произрастании фиалки надрезанной в ущелье по р. Молокан (губа Болсодей на Байкале), видимо, являются ошибочными. По крайней мере авторы «Редких и исчезающих растений Сибири» (1980) не отмечают это местонахождение.

Морфобиологические признаки *Viola incisa* в условиях интродукции в Центральном сибирском ботаническом саду РАН подробно изучены Г. П. Семеновой (1991). Ею были использованы семена фиалки, собранные в окр. оз. Инголь (Шарыповский р-н Красноярского края).

В 1990 г. М. Г. Азовским было высказано предположение о возможности обнаружения фиалки надрезанной у с. Большое Голоустное. 2 VI 1991 В. Н. Моложниковым была обнаружена популяция *Viola incisa* в указанном месте — близ с. Большое Голоустное, к югу от устья р. Голоустной, возможно, в том самом месте, где она была найдена Н. С. Турчаниновым. 14 VI 1991 цветение еще продолжалось; 1 VII остались лишь последние увядающие хазмогамные цветки. Популяция представлена двумя небольшими участками на пологих склонах пересохшего галечного русла, отходящего от правого рукава дельты р. Голоустной между окраиной с. Большое Голоустное и берегом Байкала. Длина первого участка, вытянутого вдоль русла, 105 м, ширина от 10 до 30 м. Второй располагается по тому же руслу ближе к разрушенной дамбе. Размеры его примерно такие же. Растение было обнаружено во время цветения.

Геоботаническое описание участка и измерение морфологических показателей были выполнены 11—12 VI 1991 М. Г. Азовским и М. М. Ивановой. В подсчете всех особей и определении численности особей различных возрастных групп на пробных площадках принимала участие Е. Е. Соколова. К сожалению, описание сделано после отцветания хазмогамных цветков, поэтому они не могли быть подсчитаны и измерены. Отсутствуют также сведения о репродуктивных показателях фиалки, поскольку плодоношение не наблюдалось. В августе М. Г. Азовский продолжал наблюдение за описанным участком вплоть до конца вегетативного периода и убедился в полном отсутствии плодов. На то, что семена образуются не ежегодно, указывается и в наблюдениях за фиалкой надрезанной в окр. г. Горно-Алтайска (Красная..., 1988).

При выполнении описания мы ориентировались на общие рекомендации, высказанные Т. А. Работновым (1950). Использовали конкретные приемы, примененные нами ранее при описании популяции другого вида фиалки *Viola ircutiana* Turcz. (Иванова, 1988). Морфологические признаки исследовали у генеративных, т. е. имеющих цветки или их остатки, особей. Подсчитывали число листьев в розетке, включая наружные желтеющие, а также растущие внутренние, превышающие 0.5 см. Измеряли самый крупный лист: определяли его общую длину, длину черешка и длину пластинки, в сумме соответствующие общей, а также ширину пластинки. Число клейстогамных цветков подсчитывали по имеющимся цветкам и засохшим цветоножкам. У хазмогамных цветков к моменту описания зачастую даже не сохранились цветоножки, поэтому их не подсчитывали. Все данные, приведенные в таблице, относятся к 1 розетке листьев (или к 1-розеточной особи). Измерениям было подвергнуто 31 1-розеточных и 11 2-розеточных особей. Не у всех из них можно было измерить листья: самые крупные зачастую были съедены скотом.

Для определения численности возрастных групп были заложены площадки размером 10 × 10 м. Они располагались в виде трансекты по 2 площадки в ширину и 11 в длину, т. е. двумя рядами: в первом — номера нечетные, во втором — четные. Выделялись следующие возрастные группы особей: проростки — с 2 семядолями, без настоящих листьев; ювенильные — с 2—3 маленькими настоящими листьями, образующими розетку; виргинильные — с 4—5 листьями в розетке; генеративные, молодые, с 1 розеткой листьев и хотя бы с 1 клейстогамным

Морфологические показатели *Viola incisa* с. Большое Голоустное (юго-западное побережье оз. Байкал), 12 VII 1991

Признаки	n	M	± m	Min—Max	C, %
Число листьев в розетке	53	7.9	0.37	4—12	33.7
Длина листа, см	27	5.3	0.21	3.3—7.5	20.7
Длина черешка, см	27	2.2	0.14	1.2—3.8	31.4
Длина пластинки, см	27	3.0	0.13	2.1—4.1	21.6
Ширина пластинки, см	27	2.1	0.07	1.6—3.1	16.4
Число клейстогамных цветков в розетке	49	3.1	0.29	1—10	64.3

Примечание. n — число измерений; M — среднее арифметическое; ± m — ошибка среднего; Min—Max — минимальное и максимальное значения признака; C — коэффициент вариации.

цветком; генеративные, более старших возрастов, с 2—4 розетками листьев и клейстогамными цветками.

Местообитание фиалки надрезанной представляет собой почти незадернованный речной галечник. Площадка имеет слабый наклон к старому руслу. Почва не развита. Имеются лишь небольшие скопления мелкозема около камней. Травяной покров редкий, покрытие не более 50%. Высота его составляет не более 15—18 см, что связано с сухостью субстрата, скудностью фрагментов почвы и интенсивным выпасом скота. Велика роль распластанных на поверхности субстрата растений. Преобладают степные виды, однако довольно много представителей луговой флоры. На сером фоне галечного каменистого субстрата *Viola incisa* обнаруживается с трудом и не участвует в аспекте.

Всего на участке площадью 2200—2400 м^2 выявлен 51 вид высших цветковых растений. Приводим полный видовой состав растительного покрова, с тем чтобы в дальнейшем можно было проследить за изменениями, происходящими на этом участке, при соблюдении необходимых мер охраны местообитания.

Более обильны (sp) растения, обычные для каменистых степей: *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., *T. pavlovii* Serg., *Poa botryoides* Roshev., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Astragalus inopinatus* Boriss., *Viola gmeliniana* Schult., *Artemisia commutata* Bess., *A. frigida* Willd., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr. Наряду с ними довольно обычны луговой вид *Trifolium lupinaster* L. и обитатель речных галечников *Taraxacum printzii* Dahlst. Более редко (sol—sp) встречаются свойственный степям *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., а также более обычные на лугах и в луговых степях *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Potentilla tergemina* Sojak., *Viola dissecta* Ledeb., *V. incisa, Plantago depressa* Schlecht., *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. Обилие многочисленных степных и лугово-степных видов оценивается как единичное (sol). Это *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Agrostis trinii* Turcz., *Polygonatum odoratum* (Miller) Druce, *Silene repens* Patrin, *Gastrolychnis brachypetala* (Hornem.) Tolm. et Kozh., *Stellaria dahurica* Willd. ex Schlecht., *S. fischerana* Serg., *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk., *Noccaea cochleariformis* (DC.) A. et D. Love, *Potentilla bifurca* L., *P. anserina* L., *P. fragellaris* Willd. ex Schlecht., *Oxytropis deflexa* (Pall.) DC., *O. strobilacea* Bunge, *Thermopsis lanceolata* R. Br., *Bupleurum bicaule* Helm, *Carum carvi* L., *Linum perenne* L., *Viola rupestris* F. W. Schmidt, *Androsace gmelinii* (Gaertn.) Roem. et Schult., *A. lactiflora* Pall., *A. septentrionalis* L., *Gentiana squarrosa* Ledeb., *Lappula redowskii* (Hornem.) Greene, *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauv., *Crepis bungei* Ledeb. Пятнами встречаются размножающиеся вегетативно корневищами *Poa angustifolia* L., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank. На участке отмечены типичные сорные виды, обычные близ жилья человека: *Arabis pendula* L., *Geranium sibiricum* L., *Artemisia vulgaris* L.

Фиалка надрезанная представляет собой маленькое бесстебельное растение. Корневище короткое, от него отходят беловатые корни (1 или 2) с боковыми

корешками. Листья собраны в розетку. У отдельных особей отмечалось от 1 до 4 розеток. В таблице приведены данные для более молодых 1—2-розеточных растений, имеющих закрытые клейстогамные цветки.

К моменту описания бóльшая часть листьев достигла предельной величины, но образование новых листьев внутри розетки еще продолжалось. Наружные листья начали желтеть и отсыхать. В некоторых розетках листья обкусаны скотом, так что остались одни черешки. У молодых, еще не цветущих экземпляров отмечено от 2 до 5 листьев в розетке, у взрослых генеративных особей — от 5 до 12, у одной из особей — даже 17. У стареющих 3—4-розеточных растений число листьев в каждой розетке составляло от 4 до 6, т. е. обычно меньше, чем у особей, находящихся в поре зрелости.

Пробные площадки 10×10 м в целом занимают 2200 $м^2$. Лишь немногие особи оказались за пределами этой площади. На 9 площадках из 22 не было отмечено ни одной особи. Молодых растений очень мало: всего 7 проростков, 7 ювенильных, 4 вегетативных. Часто молодые особи, а особенно проростки, отмечаются рядом с генеративными: по-видимому, семена прорастают в непосредственной близости от материнских растений. Относительно обильны молодые генеративные 1-розеточные особи (24), более взрослых — только 13.

Популяция *Viola incisa* в районе с. Большое Голоустное находится под угрозой исчезновения. Участок не защищен от вытаптывания и поедания скотом. Непосредственно по участку проходит пешеходная тропа.

Размножается фиалка надрезанная только семенами, но они образуются, по-видимому, не каждый год. Например, в вегетационный период 1991 г. было много как хазмогамных, так и клейстогамных цветков, но ни одного плода.

Число молодых особей, и особенно проростков, незначительное, что свидетельствует о недостаточно успешном воспроизводстве популяции.

Единственная в Центральной Сибири популяция *Viola incisa* Turcz. нуждается в особых мерах защиты. Участок галечника, где обитает *Viola incisa*, должен быть огорожен, чтобы предотвратить вытаптывание и поедание скотом. Оба близко расположенных локуса популяции должны быть заповеданы как памятник природы. Необходимо организовать ежегодное наблюдение за состоянием популяции, выявление динамики ее репродуктивных циклов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова М. М. Редкое растение Южной Сибири — фиалка иркутская (*Viola ircutiana* Turcz.) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. Вып. 2. С. 17—23. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 555 с. — *Попов М. Г., Бусик В. В.* Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л.: Наука, 1966. 216 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Семенова Г. П. Viola incisa (Violaceae)* — редкий вид флоры Сибири: биология, интродукция // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 572—582.

Центральный сибирский ботанический сад
СО РАН
Новосибирск

Получено 23 VI 1992

УДК 581.9(571.5)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 2

Л. Г. Чечеткина

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В СТАНОВОМ НАГОРЬЕ (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

L. G. CHECHYOTKINA. FLORISTIC FINDINGS IN THE STANOVOYE NAGORYE (EAST SIBERIA)

Сообщается о нахождении редких, эндемичных и реликтовых видов во флоре Витимского государственного заповедника.

В ходе флористического исследования сосудистых растений Витимского государственного заповедника (ВГЗ), расположенного в Бодайбинском р-не Иркутской обл., выявлены редкие, реликтовые и эндемичные виды. Приводится список 6 таких видов.

Polystichum lonchitis (L.) Roth. Восточнее Баргузинского хр. ранее не отмечался (Иванова, Чепурнов, 1983; Флора..., 1988). Наша находка самая восточная из известных в Сибири.

Оз. Мельчикит, левобережье, на каменистом склоне кара, 1500 м над ур. м., 3 VIII 1989, № 691.

Thelypteris palustris Schott. Весьма редок в Центральной и Восточной Сибири, где является реликтом доледникового периода (Редкие..., 1980).

Долина р. Челолек, у термального источника на склоне карбонатной горной породы, 20 VI 1991, № 29.

Carex viridula Michx. В Сибири очень редок. В Гербарии им. М. Г. Попова (ЦСБС, г. Новосибирск) хранится 4 образца из Тункинской долины Восточного Саяна и из Томпонского р-на Якутии. Несколько местонахождений вида известно на Баргузинском хр. (Троицкая, Федорова, 1989).

Долина р. Челолек, у термального источника, на каменистом склоне карбонатной горной породы, 2 IX 1991, № 524.

Ranunculus grayi Britt. Реликт ледникового периода. В Сибири известен из нескольких точек Верхоянского хр., хр. Черского. На Становом нагорье отмечен на хр. Удокан (верховье р. М. Сакукан) и Южно-Муйском хр. — р. Уакит (Редкие..., 1980; Красная..., 1987).

Хр. Кодар, верховье р. Лев. Сыгыкты, на увлажненной приручьевой альпийской лужайке, 1700 м над ур. м., 11 VII 1991, № 173.

Potentilla saposhnikovii Kurbatsky. Ближайшие места произрастания на Становом нагорье: приток р. Сюльбан (хр. Кодар), истоки рек Самокут, Ирбо на Северо-Муйском хр. (Флора..., 1988). Наша находка самая восточная из ныне известных.

Хр. Кодар, верховье р. Прав. Халлас, по берегу высокогорного озера, на разнотравной альпийской лужайке, 1800 м над ур. м., 30 VII 1991, № 395.

Saussurea lenensis M. Pop. ex Lipsch. Редок в Иркутской обл., на Становом нагорье. Предпочитает карбонатные субстраты. Известен с Верхне-Ангарского (р. Анамакит), Северо-Муйского (реки Келяна, Парама), Южно-Муйского (гора Шаман) хребтов (Иванова, Чепурнов, 1983; Высокогорная..., 1972).

Верховье р. Нижн. Урях, на каменистом склоне в верхней части лесного пояса, 1000 м над ур. м., 24 VIII 1991, № 546.

Обработка гербария осуществлена в Гербарии им. М. Г. Попова автором с помощью Л. И. Малышева. Материалы по *Potentilla saposhnikovii* проверены В. И. Курбатским (Гербарий ТГУ, г. Томск). Автор выражает им благодарность за помощь в работе.

Перечисленные выше сборы хранятся в Гербарии ВГЗ, дубликаты — в Гербарии им. М. Г. Попова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука, 1972. 270 с. — *Иванова М. М., Чепурнов А. А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 224 с. — *Красная* книга Якутской АССР. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Троицкая Н. И., Федорова М. А.* Сосудистые растения Баргузинского заповедника. М.: Наука, 1989. 70 с. — Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae.* Новосибирск: Наука, 1988. 199 с.

Витимский государственный заповедник
Бодайбо

Получено 3 IX 1992

УДК 581.9(571.651)

И. Б. Кучеров

ДОПОЛНЕНИЯ И УТОЧНЕНИЯ К СПИСКУ ЛОКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ АМГУЭМСКОГО МОСТА (ЧУКОТКОТСКИЙ П-ОВ)

I. B. KUCHEROV. SUPPLEMENTS AND EMENDATIONS OF THE LIST OF THE LOCAL FLORA OF THE NEIGHBOURHOOD OF THE AMGUEMA BRIDGE (THE CHUKOTSK PENINSULA)

По данным полевых изысканий 1990—1991 гг. приводятся дополнения и уточнения к списку локальной флоры окр. моста через р. Амгуэму (168—180 км трассы Эгвекинот—Иультин, перешеек Чукотского п-ова), опубликованному В. В. Петровским и Т. В. Плиевой (1990). С учетом 17 новых находок (включая 6 находок, новых для флористического округа, и 1 новую для науки разновидность) и 16 уточнений данная локальная флора содержит 386 видов, подвидов и гибридогенных форм сосудистых растений.

Локальная флора (Юрцев, Камелин, 1991) района моста через р. Амгуэму (168—180 км трассы Эгвекинот—Иультин) — одна из наиболее полно выявленных для перешейка Чукотского п-ова и Чукотки в целом. В данном районе неоднократно работали отряды Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), а также Института биологических проблем Севера ДВНЦ. В составе данной локальной флоры (ЛФ) Ю. П. Кожевниковым (1978) было выявлено 344 вида, в том числе для левого берега р. Амгуэмы — 290 видов, для правого — 291 вид сосудистых растений. Список 290 видов этой ЛФ был им опубликован в числе прочих списков видов ЛФ средней Чукотки (Кожевников, 1979). Более полный флористический список, включающий в себя 357 видов (для обоих берегов р. Амгуэмы), был составлен Петровским и Плиевой (1990) по материалам полевых исследований сотрудников БИН в 1967, 1969, 1978 и 1979 г.; наряду с этим списком авторы привели также списки для ЛФ района 159 км трассы (пос. Геологический) и метеостанции «Перевальная» на левом берегу р. Амгуэмы в 15 км ниже моста. Данные о нахождении многих видов в окр. 172 км трассы приводятся в «Арктической флоре СССР» (1971, 1975, 1980, 1983, 1984, 1986, 1987). Хорошая изученность наряду с чертами флористической (и фитоценотической) уникальности района (Юрцев, 1981; Петровский, Плиева, 1990) делают данную ЛФ опорной при флористических сравнениях в рамках Амгуэмского (переходного) флористического округа (Юрцев и др., 1979а, б) и Чукотской провинции в целом (Юрцев и др., 1978).

Автору довелось работать в районе 168—180 км трассы в течение двух полевых сезонов (1990—1991 гг.) в составе отдельной группы Восточночукотского отряда 2-й Полярной экспедиции БИН. Целью группы были исследования динамики растительности, однако выполненные в процессе работы гербарные сборы позволили внести ряд дополнений и уточнений в опубликованные ранее списки данной ЛФ. Далее с краткими комментариями приведен

список новых находок.[1] Таксоны расположены в порядке системы Энглера. Звездочкой отмечено первое указание вида, подвида или разновидности для Амгуэмского (переходного) округа. В конце списка отдельно указаны найденные гибридогенные формы.

***Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Schreb. subsp. *groenlandica* (Schrank) Matusk. Встречен в левобережной пойме р. Амгуэмы в 2 км выше моста на песчаном аллювии в составе редкотравной злаковой группировки с поселением *Salix alaxensis* Covil., единично. Кожевниковым (1979) *C. neglecta* приводится для районов: р. Гитленумкывеем; 15 км ниже ее по р. Вульвывеем; истоки р. Канчалан; оз. Сеутакан; без указания подвида. Циркумполярный арктический подвид; приводится для о-ва Врангеля Б. А. Юрцевым с соавт. (1979а), А. П. Хохряковым (1985) — также для Чаунской Чукотки и Анюйского нагорья с указанием «редко». Для перешейка Чукотского п-ова Хохряковым указываются только *C. neglecta* subsp. *neglecta* как обычный, а также subsp. *stricta* (Timm.) Tzvel. для окр. пос. Амгуэма.

Poa tolmatchewii Roshev. Собран на 171 км трассы на правом берегу р. Амгуэмы в редкотравно-лишайниковой группировке среднеувлажненной щебнистой осыпи восточного склона каньона ручья, единично. Приводится для истоков р. Канчалан, пос. Эгвекинот, горы Кымыней, пос. Иультин и р. Рекууль (Кожевников, 1979). Вид отмечен в основном для о-ва Врангеля, Западной Чукотки (Юрцев и др., 1979а) и востока Чукотского п-ова (Хохряков, 1985).

**Poa glauca* Vahl subsp. *glauca* var. *bryophila* (Trin.) Tzvel. Собран в нижней части южного склона левого коренного берега р. Амгуэмы непосредственно выше моста в редкотравной полынно-регнериевой группировке на галечниковой осыпи, единично. Сибирско-западноамериканская арктическая разновидность, описана из района пролива Сенявина, приводится с р. Лельвергыргын для Западной Чукотки (Жукова, Петровский, 1977), для о-ва Врангеля и востока Чукотского п-ова (Юрцев и др., 1979а; Хохряков, 1985).

**Festuca brevissima* Jurtz. subsp. *contracta* Jurtz. Неоднократно собран на западных склонах горы и каньона ручья (171 км, по правому берегу) в составе сухих и среднеувлажненных щебнистых горных тундр и группировок щебнистых осыпей, единично. Чукотский метаарктический подвид. Петровский, Плиева (1990) приводят лишь subsp. *brevissima* (сухие мелкоземисто-щебнистые вершины холмов и сопок). Следует отметить, что существование subsp. *contracta* в качестве отдельного таксона признается не всеми исследователями. В частности, Н. С. Пробатова (1985) приводит находки *F. brevissima* в районе 172 км и в других точках по трассе без выделения подвидов, и для окончательного ответа на вопрос необходима ревизия соответствующих гербарных образцов.

Hordeum jubatum L. В большом обилии произрастает на 172 км трассы около строений, на свалке и вдоль ручья. Заносный бореальный вид, активно распространяющийся по всей Чукотке (Пробатова, 1985; Хохряков, 1985), включая и Амгуэмский округ (Юрцев и др., 1979а). По наблюдениям местных жителей, вид, распространяясь вдоль трассы от залива Креста, достиг 159 и 172 км трассы за последние 10 лет.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. Собран в средней части крутого северо-западного склона каньона ручья на

---

[1] Определения автора были критически просмотрены и уточнены: по родам *Stellaria, Papaver, Draba* и *Antennaria* — В. В. Петровским, по роду *Salix* — А. К. Скворцовым, по родам *Taraxacum* и *Galium* — Н. Н. Цвелевым, по прочим таксонам — Б. А. Юрцевым. Пользуясь случаем, выражаю им свою искреннюю признательность. Благодарю также В. Д. Давыдова, И. В. Дробышева и В. Л. Селиверстова, при участии которых сделаны сборы, А. Е. Катенина, любезно разрешившего воспользоваться неопубликованными данными по ЛФ 111—123 км трассы (1970 г.), и А. А. Оскольского за техническую помощь при определении сборов *Festuca*.

правом берегу (171 км трассы) в составе полидоминантной лишайниковой группировки с участием *Saxifraga firma* Litv. ex Losinsk. на крупнокаменисто-щебнистой осыпи, единично. Петровский и Плиева (1990) приводят *C. beeringianum* без разделения на подвиды. А. И. Толмачевым (Арктическая..., 1971 : 46) и Кожевниковым (1979) для данной ЛФ приводится лишь subsp. *beeringianum*. Кожевников приводит subsp. *bialynickii* только для р. Теплой (в верховьях р. Вульвывеем), района трассы от 130 км до залива Креста, истоков р. Канчалан, залива Свободный, оз. Сеутакан и Ванкаремской сопки.

Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) et Kozhan. Отмечен в составе редкотравных группировок пойменных галечников с доминированием *Artemisia kruhsiana* Bess., *Chamerion latifolium* (L.) Holub. и злаков на правом берегу непосредственно выше моста, единично, а также на зарастающем карьере 171—172 км трассы. Подвид приведен для Амгуэмского округа (Юрцев и др., 1979б; Хохряков, 1985), отмечен в районе оз. Янранай (Кожевников, 1979).

Papaver hypsipetes Petrovsky. Собран дважды — в цельнопокровной дриадовой тундре северо-восточного склона коренного левого берега в 5 км ниже моста и в нижней части восточного склона каньона ручья на правом берегу (171 км) в составе редкотравной группировки на среднеувлажненной щебнистой осыпи. Описан с Анюйского нагорья из окр. оз. Верхний Илирней (Петровский, 1985), отмечен для районов рек Алярматгын и Тытлиутин, пика Советской Гвардии, а также для окр. оз. Эльгыгытгын, р. Куэквунь (Жукова, Петровский, 1985), для Колымско-Анадырского (Петровский, Плиева, 1986) и Колымско-Раучуанского (Петровский, Плиева, 1988) водоразделов и Восточной части Анюйского хр. (Петровский, Плиева, 1987). Согласно личному сообщению Петровского, вид широко распространен на материковой Чукотке вплоть до восточной оконечности, однако в публикациях для рассматриваемой территории не приводился.

**Potentilla vulcanicola* Juz. Собран на левом берегу р. Амгуэмы на северном склоне отдельно расположенного озера на конечной морене в районе 176 км трассы в куртинной дриадово-лишайниковой тундре на галечниковой осыпи. Собран также на территории ЛФ 2 км трассы (пос. Эгвекинот) на придорожном щебне. Корякско-камчатский метаарктический океанический вид, ранее отмечавшийся для Южной Чукотки (Юрцев и др., 1979б); Юрцевым указывается также для бассейнов рек Анадырь и Пенжина, Корякского нагорья и внеарктического Дальнего Востока (Арктическая..., 1984). По личному сообщению Юрцева, в последние годы вид был найден также в нескольких пунктах на востоке Чукотского п-ова.

Oxytropis leucantha (Pall.) Bunge emend. Welsh subsp. tschukotcensis Jurtz. var. subternata Jurtz. var. nov. — A forma typica, var. *tschukotcensis*, foliolis haud raro ex parte verticillatis vel subverticillatis, ternis vel rarius quaternis, distinquitur.

Planta 15—20 cm alta, caudice valde multicepti, caudiculis congestis, subtenuibus, stipulis adultis glabratis, ciliolatis, foliolis minutiusculis, ovato-lanceolatis acutis adpresse pubescentibus, canescentibus, scapis foliis subaequilongis, racemis oblongatis, densis, parvifloris, bracteis anguste-lanceolatis, herbaceis, extus sicut calyces laxe subpatentim albo pubescentibus, calycis pubescentia nigra, quam alba breviore, conspiqua. Petala in sicco pallide flavida, carina apice atrolilacina.

Typus: Pars occidentalis peninsulae Tschukotskÿ, in cursu medio fl. Amguema ad viam Egvekinot—Iultin prope 177 km, ad lacum, in declivio montis in tundra dryadosa glareosa in solo subhumido, 3 VII 1991, fl. et defl., I. B. Kuczerov (LE).

E loco unico tantum cognita. — B. Jurtzev.

От типичной формы var. *tschukotcensis* отличается листочками, нередко частично мутовчатыми или почти мутовчатыми, по 3 или (реже) по 4.

Растение 15—20 см выс., каудекс многоглавый, веточки скученные, тонковатые; прилистники с возрастом головатые, реснитчатые; листочки довольно мелкие, яйцевидно-ланцетные, острые, прижато опушенные, седоватые; стрелки почти равной длины с листьями; кисти продолговатые, плотные, мелкоцветковые;

прицветники узколанцетные, травянистые, снаружи, как и чашечки, рыхло, почти оттопыренно белоопушенные; на чашечке заметны черные волоски короче белых волосков. Венчик в сухом состоянии бледно-желтоватый, с лодочкой наверху темно-лиловой.

Тип: Западная часть Чукотского п-ова, среднее течение р. Амгуэмы, близ 177 км трассы Эгвекинот—Иультин, близ озера, на горном склоне в щебнистой дриадовой тундре, на сыроватом участке, 3 VII 1991, цв. и отцв., И. Б. Кучеров (LE). Известен только отсюда. — Б. Юрцев.

Subsp. *tschukotcensis*. Обычен на территории исследований в нижней и средней частях склонов сопок на 176—180 км трассы в горных дриадовых тундрах при различных экспозициях (исключая северную). Растет как на пятнах оголенного щебня, так и в дернине на сухих участках и в местах с периодическим подтоком обогащенных основаниями почвенных растворов (иногда вместе с *O. maydelliana* Trautv.). Собранная серия из 4 образцов (фрагментов 2 особей с обширным каудексом) отличается от всего материала по *O. leucantha* (Pall.) Bunge emend. Welsh и родственным видам частичной мутовчатостью листочков (мутовки по 3—4 в средней части листа), что нередко отмечается у ряда популяций близкого американского вида *O. hyperborea* Porsild. Из азиатских видов секции *Orobia* Bunge подобная частичная мутовчатость листочков характерна для ряда красноцветковых остролодочников, например *O. uschakovii* Jurtz., *O. vassilczenkoi* Jurtz. subsp. *substepposa* Jurtz., и, возможно, объясняется былой гибридизацией с видами секции *Baikalia* Bunge (личное сообщение Юрцева).

Pinguicula spathulata Ledeb. Отмечен около 178 км трассы в межгорной долине, около озера, вдоль ручья на сфагновом болоте со *Sphagnum balticum* C. Jens., *S. nemoreum* Scop. на кочках, *S. perfoliatum* L. Savicz. в мочажинках, *Carex rariflora* (Wahl.) Smith и *Andromeda polifolia* L., в умеренном количестве; встречаются экземпляры как с синим, так и с белым венчиком. Собран А. Е. Катениным на 115 км трассы в 1970 г.; Н. Н. Цвелевым (Арктическая..., 1986 : 10, карта 3) приводится для 159 км трассы. Кожевниковым (1979) указывается также в составе ЛФ Телекайской рощи, оз. Экитыки, р. Вульвывеем, оз. Янранай и истоков р. Канчалан.

**Galium wirtgenii* F. W. Schultz. На правом берегу у въезда на мост в придорожном кочкарнике из *Carex lugens* H. T. Holm., единично. Евразиатский гипоарктомонтанный вид; Цвелевым (Арктическая..., 1987 : 17) отмечен на Чукотке лишь для окр. пос. Бараниха, а также для низовьев р. Лены. Подмаренник родства *G. verum* s. l. из окр. пос. Эгвекинот, нередко аспектирующий на приморских луговинах, отнесен к *G. densiflorum* Ledeb. (Арктическая..., 1987 : 18). Необходимо более внимательное изучение этой локальной популяции. Если *G. wirtgenii* будет обнаружен и в окр. пос. Эгвекинот, то его появление на 172 км будет легко объяснить заносом по трассе.

Taraxacum korjakorum Charkev. et Tzvel. Собран в средней части южного склона левого коренного берега р. Амгуэмы непосредственно выше моста в делювиальной ложбинке с абсолютным доминированием *Carex podocarpa* R. Br., единично. Цвелевым (Арктическая..., 1987 : 292) приводятся следующие местонахождения: залив Креста, пос. Амгуэма, 159 км трассы и нижнее течение р. Амгуэмы (в 25 км от устья).

**Taraxacum tamarae* Charkev. et Tzvel. Собран на восточном пологом склоне террасы правого коренного берега в 0.5 км выше моста в полидоминантном сомкнутом луговинном сообществе на сухом песчаном аллювии с преобладанием злаков, лапчаток, *Carex rupestris* Bell. ex All. и *Aster alpinus* L. s. l., единично. Чукотский арктический вид; Цвелевым (Арктическая..., 1987 : 288—289) приводится для о-ва Врангеля, среднего течения р. Паляваам, востока Чукотского п-ова, бассейна р. Анадырь в среднем течении и о-ва Верхотуров.

Salix fuscescens Anderss. × *arctica* Pall. Единственный клон с ползучими приподнимающимися на концах ветвями и промежуточными между

родительскими видами признаками листьев и сережек был собран в низкорослом злаково-разнотравном сухом ивнячке (*S. glauca* L.) в средней части юго-восточного склона левого коренного берега в 0.5 км выше моста. Ранее для данной и соседних с ней ЛФ такой гибрид не отмечался, однако для окончательных выводов собранного материала недостаточно. А. К. Скворцов (Арктическая..., 1966 : 59) приводит сборы из Якутии (Кумах-Сур), как возможно относящиеся к этому гибриду, указывая, однако, что гибридизация *S. arctica* с другими видами ив нетипична.

Potentilla uniflora Ledeb. × *arenosa* (Turcz.) Juz. Собран дважды в районе 171 км трассы на восточном склоне каньона ручья в редкотравных группировках на среднеувлажненной щебнистой осыпи под разрушающимися останцами, единично.

Dryas chamissonis Spreng. × *punctata* Juz. Собран дважды — на правом берегу в 3 км ниже моста во влажной мохово-кустарничковой тундре над бровкой коренного берега; на левом берегу в сырой шлейфовой тундре с кочками и пятнами вымокания в средней части шлейфа над трассой в районе 176 км; в обоих случаях в значимом обилии.

Заметим, что большинство приведенных таксонов (12 из 17) — органофобные растения пойм, осыпей, эродируемых луговин или апофиты, способные на индивидуальные миграции по слабо заросшим участкам. В силу этого объяснение нахождения 4 из 6 таксонов, новых для Амгуэмского (переходного) округа, в некотором отрыве от основного ареала не составляет принципиальной проблемы. Находки же *Poa glauca* subsp. *glauca* var. *bryophila* и *Taraxacum tamarae* отчасти заполняют дизъюнкции в их ранее выявленных ареалах. 5 из 6 новых для округа таксонов приводилось ранее для Западной Чукотки. Этим подтверждаются пограничная природа района исследования (Юрцев, 1974, 1977) и правомерность отнесения данной ЛФ к группе западночукотских флор (Петровский, Плиева, 1990). Исключение составляет *Potentilla vulcanicola* с ареалом приокеанического типа. Нахождение этого вида также на побережье залива Креста и на востоке Чукотского п-ова представляется весьма важным, так как в случае новых его находок в данном округе *P. vulcanicola* может приобрести значение еще одного маркера флористических границ Амгуэмского переходного округа, для которого специфично пересечение границ ареалов многих континентальных и океанических видов. Что касается впервые найденной местной разновидности остролодочника, то здесь необходимы более детальные исследования как местной локальной популяции, так и популяции сопредельных территорий. Такие же исследования необходимы и для обоснованных заключений о распространении найденных гибридов и гибридогенных популяций.

В следующем списке приведены сборы, подтверждающие нахождение на рассматриваемой территории видов, не вошедших в список ЛФ Петровского и Плиевой (1990), но приводившихся другими авторами, кроме того, указаны «спорные» находки.

Trisetum molle Kunth. Собран на правом берегу р. Амгуэмы в 5 км ниже моста в открытой пионерной группировке на песчаном борту оврага надпойменной террасы. Кожевников (1979 : 13) находки этого вида в районе 172 км считал сомнительными. Для правобережья р. Амгуэмы в районе моста *T. molle* приведен Пробатовой (1985 : 162, карта 62).

Poa arctostepporum Jurtz. et Probat. Многократно отмечен на левом берегу р. Амгуэмы (наибольшая встречаемость — на южных склонах коренного берега непосредственно выше моста) в составе степных сообществ (*Carex obtusata* Liljebl., *Calamagrostis purpurascens* R. Br., *Thymus oxyodontus* Klok., *Astragalus pseudadsurgens* Jurtz.), а также предшествующих им сукцессивных полынников (*Artemisia kruhsiana* и *A. glomerata* Ledeb.), единично или с покрытием до

нескольких процентов. Отмечался в составе цельнопокровных дриадовых тундр, а на правом берегу — на глинистых редкотравных осыпях с преобладанием *Roegneria jacutensis* (Drob.) Nevski и на сухих щебнистых осыпях западного склона каньона ручья близ 171 км. Вид описан из района верхнего течения р. Пинейвеем, приводится также для среднего течения р. Паляваам, островов Айон и Большой Роутан (Пробатова, Юрцев, 1984). Для исследуемой ЛФ Петровский и Плиева (1990) приводят этот вид как *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom. (одна из предковых родительских форм данного таксона). При описании степных сообществ левобережья р. Амгуэмы Юрцев (1981) приводил соответствующие находки еще как *P. botryoides*, а Е. Ю. Слинченкова (1984) — уже как *P. arctostepporum*.

Festuca auriculata Drob. × *lenensis* Drob. Как Петровский и Плиева (1990), так и Кожевников (1979) приводят в списках ЛФ оба родительских вида. Однако Е. Б. Алексеев (1982) указывает, что *F. lenensis* на Чукотке, произрастая в составе реликтовых степных сообществ в типично тундровом окружении, образует гибриды с *F. auriculata*, при этом признаки гибридогенных растений оказываются промежуточными между родительскими. Для данной ЛФ им были, в частности, отмечены растения *F. lenensis* с нетипично тонкими тяжами склеренхимы в пластинках листьев. Слинченкова (1984), ссылаясь на определения Алексеева, приводит для степных сообществ района рассматриваемой ЛФ только *F. auriculata* × *lenensis*. Нами из микроскопированных 74 образцов листовых пластинок лишь 9 по размеру и расположению склеренхимных тяжей могли быть отнесены к типичным для *F. auriculata* (места сбора — дриадовые тундры, кобрезиевники, а также полынник по осыпи, пойменная злаковая группировка, степь и сообщество *Carex rupestris*; склоны различных экспозиций как на правом, так и на левом берегах, где *Festuca* произрастает в различном обилии), а 7 — к типичным для *F. lenensis* (отобраны преимущественно в степях, а также в куртинной дриадовой тундре и кобрезиевниках исключительно на южных склонах левобережья; *Festuca* произрастает всегда в значимом обилии). Остальные же 58 образцов, отобранных с растений как сухих тундровых, так и степных и иных нетундровых сообществ террас и склонов различных экспозиций на обоих берегах, имели промежуточные признаки и были определены как принадлежащие гибриду *F. auriculata* × *lenensis*. При этом анатомические признаки не коррелировали с цветом колосков и другими морфологическими признаками, по которым *F. auriculata* без труда отличается от *F. lenensis* в Якутии, бассейне р. Колымы и в других районах Дальнего Востока (Алексеев, 1982; Пробатова, 1985). Очевидно, в нашем случае в силу интрогрессивной гибридизации 2 видов образуется континуум признаков, поддающийся лишь искусственному разграничению. Выделяемые при этом исходные виды также представлены не абсолютно чистыми формами. Возможно, сходная ситуация встретится и в других районах Чукотки.

Stellaria peduncularis Bunge. Собран на юго-западном мелкоземистом склоне второго оврага вниз от моста по правому берегу в 1 км от устья вверх по течению ручья в составе сообщества *Artemisia tilesii* Ledeb. на делювии, единично. Ранее вид отмечался для данной ЛФ А. Е. Маценко (Арктическая..., 1971 : 13, карта 1), а также Кожевниковым (1979).

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. Собран в 2 км ниже моста на песчаном южном склоне левого коренного берега в среднесомкнутом суховатом злаково-разнотравном ивняке из *Salix pulchra* Cham., редко, но регулярно. Для данной ЛФ приводится Петровским (Арктическая..., 1971 : 81, карта 38), но только для правого берега.

Corydalis arctica M. Pop. Неоднократно отмечался в сырых шлейфовых евтрофных тундрах как правого, так и левого коренных берегов, а также на перевале

горы Паратка, единично или рассеянно. Для левобережья р. Амгуэмы у моста вид приводился Юрцевым (Арктическая..., 1975 : 37, карта 14).

Draba arctogena E. Ekman. Многократно собран на левом берегу в степных сообществах, реже — в кобрезиевниках, дриадово-кобрезиевых цельнопокровных тундрах и сообществах *Carex rupestris* южных склонов коренного берега и конечной морены — до 176 км трассы; отмечен также на холме на водоразделе второго (от устья) притока ручья Врезанный, а на правом берегу — в сообществе *C. rupestris*, на западном склоне коренного берега вблизи моста и на щебне карьера на 171—172 км трассы; всюду единично или рассеянно. По определениям Петровского приводится Слинченковой (1984) для степных сообществ левого берега вблизи моста, на 176 км трассы и у каньона ручья Врезанный. Ближайшие местонахождения — Телекайская роща, ЛФ 8—10 км от устья р. Экитыки, р. Рекууль, Ванкаремская сопка (Кожевников, 1979); мыс Шмидта, о-в Врангеля, пос. Уэлен (Арктическая..., 1975; Хохряков, 1985).

Potentilla hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky. Собран с нивальной луговины с доминированием *Carex tripartita* All. у ручья на 173 км трассы на левом берегу, редко. Юрцевым (Арктическая..., 1984 : 216, карта 79) был указан для данной ЛФ (тоже для левого берега).

P. pulviniformis Khokhr. Собран четырехкратно в районе 177—179 км на щебнистых горных склонах всех экспозиций, кроме западной, в составе редкотравных группировок, осыпей, лишайниковых и разреженно-куртинных дриадовых тундр, рассеянно или единично. Указан для рассматриваемой ЛФ Юрцевым (Арктическая..., 1984 : 205, карта 74) для левого берега у моста.

P. gorodkovii Jurtz. Неоднократно собран в сообществах щебнистых куртинно-дриадовых (*Dryas punctata*) и разреженных дриадово-лишайниковых горных тундр правого берега на 171 км трассы, а также в остепненной куртинной дриадовой тундре террасы и в сериальных полынных (*Artemisia kruhsiana*) и тимьяновых (*Thymus oxyodontus*) криофитно-степных сообществах южного склона коренного левого берега у моста. Отмечен также на правом берегу на щебне карьера у моста и в 3 км ниже его в составе полынного (*Artemisia glomerata*) ивняка из *Salix glauca* на песчаной осыпи надпойменной террасы (в последнем случае наблюдается возвратная гибридизация с *Potentilla uniflora*); всюду единично. Ранее вид был отмечен для правого берега в районе моста Юрцевым (Арктическая..., 1984 : 191, карта 70) наряду с находками в окр. пос. Эгвекинот и на 32 км трассы.

Dryas integrifolia M. Vahl. Единично собран в сухом полынном (*Artemisia kruhsiana, A. glomerata*) порослевом ивнячке (*Salix glauca*) в нижней трети южного склона левого коренного берега р. Амгуэмы в 1 км выше моста. Отмечен единственный клон. Для данной ЛФ вид приводился ранее Юрцевым (Арктическая..., 1984 : 282, карта 95) наряду с другими местонахождениями по трассе, однако в районе моста — только для правого берега.

D. incisa Juz. × *punctata* Juz. Собран в увлажненных щебнистых мохово-кустарничковых тундрах в основании правого коренного берега в 5 км ниже моста (обильно), в кочкарнике *Carex lugens* и в ивняке *Salix glauca* на северных склонах правого коренного берега не доходя до моста (единично), на левом берегу — с покрытием 40% в сухой куртинной дриадовой тундре на мелкоземистом восточном склоне, а также единично в сухом остепненном ивняке *Salix glauca* на южном склоне коренного берега в 0.5 км выше моста. Отмечен также на 7 км трассы (район залива Креста) в щебнистой дриадовой тундре. Ранее этот гибрид приводился Юрцевым (Арктическая..., 1984 : 278, карта 93) для данной ЛФ для обоих берегов р. Амгуэмы, как и для района всей трассы от пос. Иультин до пос. Эгвекинот. По его мнению (Арктическая..., 1984 : 266), именно такие растения приводятся для Северо-Восточной Азии как *Dryas octopetala* L. s. str. Ранее *D. octopetala* приводился для ЛФ окрестностей моста Кожевниковым (1979), а также Петровским и Плиевой (1990).

Astragalus frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult. Собран в ивняке из *Salix hastata* L. и *S. pulchra* на надпойменной террасе левого берега в 0.5 км ниже моста, единично. Юрцевым (Арктическая..., 1986 : 31, карта 3) приводится для рассматриваемой ЛФ для обоих берегов р. Амгуэмы.

Pedicularis pennellii Hult. Собран на 176 км трассы в ложбине между шлейфом горного склона и склонами конечной морены в евтрофном болотце с доминированием *Carex stans* Drej. и *Eriophorum polystachion* L., рассеянно. Л. И. Иваниной (Арктическая..., 1980 : 325, карта 146) этот вид указывается для данной ЛФ для обоих берегов (указание для правого берега относится к 169 км трассы, что входит в границы этой ЛФ).

Antennaria atriceps Fern. Собран с нивальной луговины у мощного снежника на юго-восточном склоне берега второго от устья притока ручья Врезанный (на левом берегу р. Амгуэмы), рассеянно. Петровским (Арктическая..., 1987 : 88, карта 24) приводится для рассматриваемой ЛФ для правого берега, а также районов 123, 98, 52 и 32 км трассы; Петровским и Плиевой (1990) — для района 159 км трассы. Севернее Полярного круга эти местонахождения составляют западный предел распространения вида (Арктическая..., 1987 : 90).

Senecio congestus (R. Br.) DC. Нередко в придорожных осоковых болотцах (*Carex stans*) на трассе от 169 до 178 км, рассеянно. А. А. Коробковым (Арктическая..., 1987 : 210, карта 65) вид приводится для всей трассы от пос. Иультин до пос. Эгвекинот, в том числе и для рассматриваемой ЛФ для обоих берегов р. Амгуэмы.

Таким образом, если взять за основу как наиболее полный список Петровского и Плиевой (1990), то с учетом новых находок и уточнений общее богатство ЛФ района моста через р. Амгуэму составит 386 видов, подвидов и межвидовых гибридов сосудистых растений (с разновидностями — 388 таксонов). Это заставляет считать данную флору одной из самых богатых для Центральной Чукотки. Необходимо спасти эту уникальную во многих отношениях территорию от продолжающегося разрушения, о чем уже не раз писали исследователи Чукотки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е. Б. Род Овсяница (*Festuca* L., *Poaceae*) на Дальнем Востоке СССР // Нов. сист. высш. раст. 1982. Т. 19. С. 6—45. — *Арктическая* флора СССР. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. V. 208 с.; 1971. Вып. VI. 248 с.; 1975. Вып. VII. 180 с.; 1980. Вып. VIII. Ч. 1. 334 с.; 1983. Вып. VIII. Ч. 2. 52 с.; 1984. Вып. IX. Ч. 1. 334 с.; 1986. Вып. IX. Ч. 2. 188 с.; 1987. Вып. X. 411 с. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1215—1223. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Цитотаксономическое исследование видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) Северо-Востока Азии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 362—368. — *Кожевников Ю. П.* Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 20. — *Кожевников Ю. П.* Эколого-флористический анализ Средней Чукотки. Ч. 3. Владивосток; Магадан: Изд-во ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1979. 230 с. — *Петровский В. В.* Три новых вида рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с Северо-Востока Азии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 113—117. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре Колымско-Анадырского водораздела // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1354—1365. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* О флоре восточной части Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1448—1459. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре Колымско-Раучуанского водораздела // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1673—1685. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре восточной части Чукотского нагорья // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1509—1521. — *Пробатова Н. С.* Сем. Мятликовые — *Poaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89—382. — *Пробатова Н. С., Юрцев Б. А.* Новые таксоны семейства *Poaceae* с северо-востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 688—692. — *Слинченкова Е. Ю.* Криофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы (перешеек Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1509—1519. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.:

Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 832—847. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во Пермск. гос. ун-та, 1991. 80 с. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9—104. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979б. Т. 84. Вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 VI 1992

УДК 581.9 (571.6)

В. М. Ван

ОСОБООХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ КОМСОМОЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

V. M. VAN. THE PROTECTED SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN THE KOMSOMOLSK RESERVATION (THE RUSSIAN FAR EAST)

Приведены данные о 87 редких видах сосудистых растений Комсомольского государственного заповедника: из них 12 включено в «Красную книгу СССР» и «Красную книгу РСФСР», а 75 дополнительно рекомендовано для охраны: 4 — на Дальнем Востоке, 9 — в Хабаровском крае, 62 — в Комсомольском заповеднике.

Некоторые сведения о редких видах, подлежащих особой охране в Комсомольском государственном заповеднике (КГЗ), были опубликованы ранее (Ван, 1984а; Ван, Гапека, 1985). В настоящей статье мы подводим итоги изучения редких видов КГЗ за период с 1980 по 1990 г.

Описание видов дается по 4 группам: I — виды, включенные в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988); II — виды, дополнительно рекомендованные для охраны на Дальнем Востоке (Харкевич, Качура, 1981); III — виды, дополнительно рекомендованные для охраны в Хабаровском крае (Шлотгауэр, 1985); IV — виды, редкие для КГЗ.

I. Виды, включенные в «Красную книгу СССР» и «Красную книгу РСФСР»

***Calypso bulbosa* (L.) Oakes.[1] Очень редко, по долинам рек в ельниках-зеленомошниках: левый берег р. Горин выше устья Большой Таланды, 24 V 1981, В. Ван; низовье р. Сиутару, 25 V 1981, В. Ван.

Coleanthus subtilis (Tratt.) Seidel. В КГЗ растет на песчаных отмелях рек Амур и Горин, встречается спорадически. За время наблюдений отмечался трижды: на берегу протоки Прокоп, 16 IX 1980, Т. Шелестова; на левом берегу р. Горин у с. Бичи, 17 IX 1980, Т. Шелестова; на берегу р. Амур в 1.5 км ниже с. Ченки, 18 VII 1982, В. Ван. Необходим постоянный контроль за состоянием популяции.

[1] Виды, включенные только в «Красную книгу СССР», отмечены одной звездочкой, только в «Красную книгу РСФСР» — двумя.

Cypripedium calceolus L. В лиственных лесах, чаще дубняках, встречается в виде небольших групп. Известно семь местонахождений.

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. Куртина из нескольких растений встречена Г. Левицкой в елово-пихтовом лесу в низовьях р. Сиутару, 1 IX 1985.

Gastrodia elata Blume. Во вторичных лиственных лесах, обычно в березняках. В окр. с. Бичи в отдельные годы встречается в большом количестве.

**Iris laevigata* Fisch. et Mey. Известно два местонахождения — на заболоченной террасе оз. Золотого (27 VI 1981, В. Ван) и на сфагновом болоте в окр. кордона «Тихий» (2 VIII 1988, В. Ван).

***Paeonia obovata* Maxim. В смешанных и лиственных лесах, по опушкам, нередок.

Pogonia japonica Reichenb. fil. Встречается одиночно или небольшими группами на сфагновых болотах: устье ключа Золотого, 22 VII 1981, В. Ван; надпойменная терраса р. Горин в 4 км ниже оз. Золотого, 13 VIII 1987, В. Ван.

Taxus cuspidata Siebold et Zucc. ex Endl. В КГЗ произрастает кустарниковая форма. В защищенных распадках, в долинных ельниках, реже — по склонам в кедрово-широколиственных лесах.

Trapa natans L. s. l. Отмечено 3 вида этого комплекса.

T. amurensis Fler. В пойменных озерах и старицах.

T. maximowiczii Korsh. В мелководных заливах, озерах.

T. pseudoincisa Nakai. Встречается чаще других видов водяного ореха в протоках с медленным течением, озерах, старицах пойм рек Амур и Горин.

II. Виды, дополнительно рекомендованные для охраны на Дальнем Востоке

Lilium buschianum Lodd. Встречен однажды в разреженном дубовом лесу на крутом склоне южной экспозиции в бассейне р. Улами, 11 VIII 1980, Т. Шелестова, В. Ван. Находится на крайнем восточном пределе распространения.

L. pensylvanicum Ker-Gawl. По лесным опушкам, среди кустарника, на лугах. В КГЗ нередок. Интенсивно уничтожается населением на сопредельных территориях, особенно у г. Комсомольска-на-Амуре. Необходимы более строгие меры охраны.

Pyrus ussuriensis Maxim. На опушке у с. Бичи впервые обнаружен С. Щуцким в 1982 г. Возможно, посадки. Ближайшее естественное местонахождение — бывшая территория Комсомольского заповедника (Шлотгауэр, 1972).

Schisandra chinensis (Turcz.) Baill. Вблизи северной границы ареала. Обычно встречается в поймах ключей, реже — по склонам, на опушках.

III. Виды, дополнительно рекомендованные для охраны в Хабаровском крае

Actinidia kolomikta (Maxim.) Maxim. Ценное плодовое и декоративное растение, в КГЗ на северном пределе распространения. В лесах, по опушкам, по краям каменистых осыпей.

Caulophyllum robustum Maxim. На северном пределе распространения. По долинам ключей, в пойменных лесах.

Cerasus maximowiczii (Rupr.) Kom. Вблизи северной границы ареала. Единично в кедрово-широколиственных лесах по склонам.

Chimaphila japonica Miq. Реликт, на северном пределе распространения. Небольшие куртины в дубовом лесу у с. Бичи.

Delphinium grandiflorum L. На береговых скалах р. Горин. Декоративное растение, интенсивно уничтожается населением, вблизи г. Комсомольска-на-Амуре изчезает (Шлотгауэр, 1985).

Fritillaria maximowiczii Freyn. В лиственных лесах, на опушках, среди кустарников. В КГЗ на северо-восточном пределе распространения.

Nymphaea tetragona Georgi. В мелководных пойменных озерах, обычно встречается в виде небольших зарослей.

Papaver amurense (N. Busch) Tolm. На скальных обнажениях р. Горин.

Platycodon grandiflorus (Jacq.) A. DC. Известно только одно местонахождение: на береговых скалах мыса Второй бык, 15 VIII 1980, В. Куваев, Т. Шелестова, В. Ван. На крайнем восточном пределе распространения.

IV. Виды, редкие для КГЗ

Виды, находящиеся на северном пределе распространения

Виды широколиственных лесов

Acer ginnala Maxim. В долинных лесах, по берегам ключей.

Actaea acuminata Wall. ex Royle. Встречен однажды в долине р. Батурина в 8 км от устья, 8 VII 1980, Т. Шелестова, В. Ван.

Arisaema amurense Maxim. По заболоченным поймам ручьев в уремах.

Berberis amurensis Rupr. Встречен однажды на береговых скалах р. Горин, мыс Второй бык, 5 IX 1980, В. Ван.

Carex xyphium Kom. Известно одно местонахождение на склоне г. Чоккеты, кустарниковые заросли, 9 VI 1980, В. Ван.

Dryopteris crassirhisoma Nakai. Изредка, по долинам рек и ключей.

Gentiana zollingeri Fawc. Встречен однажды в дубовом лесу на берегу протоки Шарголь, 26 V 1982, В. Ван.

Juglans mandshurica Maxim. Широколиственные леса с участием ореха встречаются только на небольшом отрезке долины р. Горин выше Таландинского переката (Северное лесничество).

Pinus koraiensis Siebold et Zucc. По долинам ключей и пологим склонам.

Platanthera freynii Kraenzl. Встречен однажды в березовом лесу у с. Бичи, 25 VIII 1985, В. Ван, Г. Левицкая.

Polygonatum odoratum (Mill.) Druce. В дубняках, вторичных лесах.

Rhamnus davurica Pall. Известно одно местонахождение в пойменном широколиственном лесу в окр. кордона «Золотой», 15 IX 1982, В. Ван.

Ribes mandshurica (Maxim.) Kom. По берегам ключей, лесным опушкам.

Urospermum aristatum (Thunb.) O. Kuntze. Известно одно местонахождение в верховьях р. Пимигли-Восточный, 31 VII 1987, В. Ван, Г. Бусаренко, М. Становкина.

Viola dactyloides Schult. В дубняках, по склонам южной экспозиции.

Woodsia manchuriensis Hook. По скалам, в дубняках.

Луговые виды

Carex diplasiocarpa V. Krecz. Собран однажды на вырубке в окр. кордона «Каменка», 4 VI 1985, В. Ван.

C. maackii Maxim. Одно местонахождение на о-ве Полустанский, прирусловой ивняк, 24 VI 1984, В. Ван.

C. neurocarpa Maxim. По сырым лугам.

C. squamigera V. Krecz. et Lucznik. Встречен однажды на лугу у с. Бичи, 11 VI 1985, В. Ван, опр. А. Кожевников.

Glycine soja Siebold et Zucc. Одно местонахождение на берегу р. Амур в 1.5 км ниже с. Ченки, ивняк, 27 VII 1989, В. Ван.

Juncus gracillimus (Buchenau) V. Krecz. et Gontsch. Одно местонахождение в окр. кордона «Тихий» на заболоченной просеке, 2 VIII 1988, В. Ван.

J. virens Buchenau. Собран однажды в верховьях Амбарной пади на заболоченной просеке, 13 VI 1988, В. Ван.

Ranunculus grandis Honda. Одно местонахождение на берегу протоки Шарголь, среди кустарника, 9 VI 1985, В. Ван.

Scutellaria dependens Maxim. О-в Полустанский, на заливных лугах, в ивняке.

Seseli seseloides (Turcz.) Hiroe. На сухих лугах, опушках.

Отмельные виды

Cyperus glomeratus L. По отмелям р. Амур, иногда в кюветах.

Dichostylis limosa (Maxim.) A. E. Kozhevnikov. Встречен несколько раз на отмелях р. Горин.

D. micheliana (L.) Ness. По берегам рек Амур и Горин.

Fimbristylis aestivalis (Ketz.) Vahl. Одно местонахождение на илистой отмели протоки Шарголь, 16 IX 1980, Т. Шелестова, опр. А. Кожевников.

F. squarrosa Vahl. По илистым отмелям протоки Шарголь.

F. velata R. Br. Собран однажды на отмели р. Горин у с. Бичи, 13 VIII 1982, В. Ван.

F. verrucifera (Maxim.) Makino. Одно местонахождение на песчаной отмели о-ва Полустанский, 28 VII 1984, В. Ван, П. Каледин.

Gratiola japonica Miq. Известен по сборам с отмели протоки Прокоп, 17 IX 1980, Т. Шелестова.

Juncus amuricus (Maxim.) V. Krecz. et Gortsch. Встречен на мысе Первый бык, 17 IX 1980, Т. Шелестова.

Rorippa cantoniensis (Lour.) Ohwi. Собран однажды на берегу протоки Шарголь, 19 VII 1982, В. Ван.

Scirpus komarovii Roshev. Одно местонахождение на илистой отмели р. Горин у с. Бичи, 13 VIII 1982, В. Ван.

Veronica maximowicziana Worosch. Встречен однажды на отмели протоки Шарголь, 11 VII 1989, В. Ван.

Болотные и прибрежно-водные виды

Actinostemma lobatum (Maxim.) Maxim. ex Franch. et Savat. Одно местонахождение в ивняке на берегу р. Горин у с. Бичи, 13 VIII 1982, В. Ван.

Carex uda Maxim. Одно местонахождение в Амбарной пади, в пойме ключа, 9 VI 1985, В. Ван.

Euonymus maackii Rupr. На берегу оз. Ченки, среди кустарника, 13 VII 1984, В. Ван.

Salix nipponica Franch. et Savat. Окр. с. Бичи, прирусловой ивняк, 14 IX 1980, Т. Шелестова, опр. В. Ван.

Solanum kitagavae Schönbek-Temesy. Одно местонахождение на о-ве Полустанский, ивняк, 28 VIII 1984, В. Ван, П. Каледин.

Triadenum japonicum (Blume) Makino. Известен только по сборам со сфагнового болота у кордона «Золотой», IX 1983, Е. Рощина, опр. В. Ван.

Виды, находящиеся на северо-восточном пределе распространения

Лесостепные виды

Adenophora coronopifolia Fisch. Встречен однажды в дубняке на мысе Первый бык, 14 VIII 1980, Т. Шелестова, опр. В. Ван.

Hemerocallis minor Mill. Окр. с. Бичи, среди кустарника, 28 VI 1985, В. Ван; здесь же, осинник, 3 VII 1985, В. Ван.

Kalimeris integrifolia Turcz. Встречен однажды на сухом лугу у протоки Прокоп, 17 VII 1981, В. Ван.

Thesium chinense Turcz. На сухом лугу в устье р. Улами, 27 VIII 1983, В. Ван, Е. Рощина.

T. refractum C. A. Mey. Собран однажды на мысе Первый бык в дубняке, 15 VIII 1980, Т. Шелестова, опр. В. Ван.

Луговые виды

Angelica dahurica (Fisch. et Mey.) Benth. et Hook. fil. ex Franch. et Savat. Встречен однажды на гари по склону г. Голдакина, 18 VIII 1985, В. Ван, Г. Левицкая.

Hemerocallis lilio-asphodelis L. Среди кустарников, на лугах, в окр. с. Бичи и на берегу протоки Шарголь.

Виды, находящиеся на западном пределе распространения

Lonicera chamissoi Bunge ex P. Kir. Под пологом каменноберезовых лесов, по краю каменистых осыпей массива Чоккеты.

Прочие редкие виды

Собранные в locus classicus

Chenopodium amurense Ignatov. Отмель р. Горин в районе мыса Первый бык, 19 IX 1979, В. Ван (Игнатов, 1986).

Corydalis gorinensis Van. Мыс Второй бык, щебнистая осыпь, 20 V 1982, В. Ван (Ван, 1984).

Persicaria scabra (Moench) Mold. var. *amurica* Tzvel. Песчаная отмель р. Горин в окр. с. Бичи, 14 VII 1982, В. Ван (Цвелев, 1989).

Горные виды

Arctous alpina (L.) Niedenzu. Вершина горы Чоккеты, по краю каменистых осыпей, 21 VIII 1982, В. Ван.

Cystopterus fragilis (L.) Bernh. Встречен однажды на влажных скалах у с. Бичи, 1 VII 1985, В. Ван.

Empetrum nigrum L. Произрастает совместно с арктоусом альпийским на россыпях камней на вершине горы Чоккеты, 21 VIII 1982, В. Ван.

Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newm. Несколько экземпляров встречено в долине р. Сиутару на россыпях камней среди горного ельника, 12 VII 1985, В. Ван.

Hedysarum branthii Trautv. et Mey. Небольшие заросли на водораздельных хребтах массива Чоккеты, по каменистым осыпям.

Pinus pumila (Pall.) Regel. Встречено несколько экземпляров на вершинах гор Чоккеты и Голдакина.

Potentilla inquinans Turcz. Встречен однажды на россыпях камней среди горного ельника в долине р. Сиутару совместно с голокучником Роберта, 12 VI 1985, В. Ван.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ван В. М. Флора береговых скал низовий реки Горин // Природоохранные комплексы Дальнего Востока. Типологические особенности и природоохранные режимы. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984а. С. 45—49. — *Ван В. М.* Новый вид рода *Corydalis* из

Хабаровского края // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 4. С. 544—547. — *Ван В. М., Гапека З. И.* Новые и редкие виды сосудистых растений низовий реки Горин // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 30—35. — *Игнатов М. С.* Четыре новых вида с Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 111—114. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. М.: Лесная пром-ть, 1984. 480 с. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. Гречиховые — *Polygonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 25—122. — *Шлотгауэр С. Д.* Растительный покров Комсомольского-на-Амуре заповедника // Растительный мир. Хабаровск: Изд-во ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 106—168. (Вопр. географии Дальнего Востока. Сб. 10). — *Шлотгауэр С. Д.* Редкие виды сосудистых растений Хабаровского края // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 58—80.

Комсомольский-на-Амуре государственный педагогический институт

Получено 27 II 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582

Vascular Plant Families and Genera // A listing of the genera of vascular plants of the world according to their families, as recognised in the Kew Herbarium, with an analysis of relationships of the flowering plant families according to eight systems of classification / Compiled by R. K. Brummitt in collaboration with the Kew Herbarium Staff and with the assistance of botanists elsewhere. — Kew: Royal Botanic Gardens, 1992. [VIII] + 804 p. (Семейства и роды сосудистых растений // Перечень родов сосудистых растений мира с указанием их семейств, принятый в Гербарии Кью, и анализ взаимоотношений семейств цветковых растений в восьми системах классификации / Сост. Р. К. Браммит при сотрудничестве персонала гербария Кью и с помощью ботаников из других мест. 1992)

S. G. ZHILIN. (*A REVIEW*). VASCULAR PLANT FAMILIES AND GENERA. COMPILED BY R. BRUMMITT. 1992

Уже 100 лет (с 1893 г.) Королевский ботанический сад в Кью близ Лондона, чаще именуемый просто Кью (Kew), регулярно дает ботаническому миру том за томом широко известный справочник «Index Kewensis», а в последние годы — также «Kew Record». В наши дни трудно себе представить успешную работу ботаника-систематика без этих изданий.

Предисловие книги R. Brummitt начинается со слов: «Кью часто запрашивают, чьему авторитету он следует в решении вопроса, какие семейства (и в каком объеме, — С. Ж.) применять в его публикациях, особенно в „Index Kewensis" и „Kew Record"» (p. VII). Замечу, что такой вопрос часто возникал и у автора этих строк.

Составитель книги Brummitt дает такой ответ: «...в публикациях Кью приняты семейства, используемые для расположения коллекций в Гербарии Кью» («Kew publications generally adopt the families used in the arrangement of the collections in the Kew Herbarium», p. VII). Этот порядок прежде не был обнародован в каких-либо публикациях (хотя нетрудно догадаться, что в Великобритании используется система G. Bentham и J. D. Hooker).

Первоначальный замысел, родившийся в 1974 г., как пишет далее Brummitt, состоял в том, чтобы ответить на этот вопрос приведением списка всех родов, ныне признаваемых в Кью, с указанием важнейших синонимов, а также семейств, в которые они помещены. Эта цель выполнена в первой части тома (Generic names alphabetically, p. 11—460).

По мере составления справочника его рамки несколько раздвинулись. Помимо первой части, возникла весьма полезная вторая часть (Families and genera alphabetically in major groups, p. 461—751) (примеры см. на рисунке). В этой части дан полный перечень родов в каждом семействе, что особенно важно для 30 крупных семейств, насчитывающих 100 и более родов, — от *Compositae* (1509) до *Cactaceae* (100 родов). Замечу, что составитель применяет как основные все 9 альтернативных названий семейств.

В третьей части, самой небольшой по объему (Eight systems of classification of the flowering plants, p. 753—804), приводится 8 систем цветковых растений

в виде, удобном для сравнения: окончания названий семейств приведены в соответствие с современными правилами, семейства во всех системах пронумерованы, однодольные всюду помещены после двудольных. Указаны источники сведений о системах, упомянуты их ранние варианты. Расстановка систем в книге такова (приведены годы публикации): G. Bentham, J. D. Hooker — 1862—1883; C. G. de Dalla Torre, H. Harms — 1900—1907; H. Melchior — 1964; R. F. Thorne — 1983; R. M. T. Dahlgren — 1983, 1985; D. A. Young — 1982; A. Takhtajan — 1987; A. Cronquist — 1988. Во второй части книги Brummitt указывает положение всякого семейства цветковых растений в каждой из этих систем (см. рисунок). Тем самым, казалось бы, не вполне логически оправданная в данном издании третья часть тесно связана со второй. Сопоставление 8 систем в такой

CASUARINACEAE R.Br. 1814 — 158

4 genera. Tropical Asia to Australia and Pacific. **Equisetoid trees, shrubs.**

B&H	MONOCHLAMYDEAE	**Unisexuales, 158**
DT&H	ARCHICHLAMYDEAE	**Verticillatae, 1**
Melc	ARCHICHLAMYDEAE	**Casuarinales, 1**
Thor	HAMAMELIDIFLORAE	**Casuarinales, 200**
Dahl	ROSIFLORAE	**Casuarinales, 152**
Young	ROSIDAE, HAMAMELIDANAE	**Casuarinales, 225**
Takh	HAMAMELIDIDAE, HAMAMELIDANAE	**Casuarinales, 92**
Cron	HAMAMELIDIDAE	**Casuarinales, 63**

Allocasuarina L.A.S.Johnson
Casuarina L.
Ceuthostoma L.A.S.Johnson
Gymnostoma L.A.S.Johnson

WINTERACEAE R.Br. ex Lindl. 1830 — 4.02

4 genera. Madag., Malesia to Austral., Pacific, C. and S. **America. Trees shrubs.**

B&H	POLYPETALAE, THALAMIFLORAE	**Ranales (within Magnoliaceae, 4)**
DT&H	ARCHICHLAMYDEAE	Ranales, **Magnoliineae (within Magnoliaceae, 45)**
Melc	ARCHICHLAMYDEAE	Magnoliales, **Magnoliineae, 42**
Thor	ANNONIFLORAE	Annonales, **Winterineae, 1**
Dahl	MAGNOLIIFLORAE	Magnoliales, 9
Young	MAGNOLIIDAE, MAGNOLIANAE	Magnoliales, 3
Takh	MAGNOLIIDAE, MAGNOLIANAE	Winterales, 8
Cron	MAGNOLIIDAE	Magnoliales, 1

Drimys J.R.Forst. & G.Forst.
Pseudowintera Dandy
Takhtajania Baranova & J.-F.Leroy *
Zygogynum Baill.

POTAMOGETONACEAE Dumort. 1829 — 195.06

3 genera. Widespread. Aquatic herbs.

B&H	(MONOCOTS)	Apocarpae (within *Najadaceae*, 195)
DT&H	(MONOCOTS) (including Cymodoceaceae, Posidoniaceae, Zannichelliaceae, Zosteraceae)	Helobiae, Potamogetonineae, 237
Melc	(MONOCOTS) (including Posidoniaceae, Zosteraceae)	Helobiae, Potamogetonineae, 297
Thor	ALISMATIFLORAE	Zosterales, Potamogetonineae, 313
Dahl	ALISMATIFLORAE	Najadales, 430
Young	LILIIDAE, ALISMATANAE	Zosterales, 49
Takh	ALISMATIDAE, NAJADANAE (separating *Ruppiaceae* 442)	Potamogetonales, 441
Cron	ALISMATIDAE (separating *Ruppiaceae* 327)	Najadales, 326

Groenlandia J.Gay
Potamogeton L.
Ruppia L.

Три фрагмента из второй части рецензируемой книги.

На уровне названия семейства — его номер в Гербарии Кью. Звездочка при названии рода *Takhtajania* (*Winteraceae*) означает отсутствие материала в Гербарии Кью.

тщательно подготовленной форме послужит хорошим материалом для возможного в будущем детального их анализа.

При обращении к первой части книги выявляется отсутствие многих родовых названий. Очень быстро выясняется, что это связано не только с более широкой трактовкой родов в Кью. Занимаясь *Casuarinaceae* (Жилин, 1980, 1992), я узнал из ранних работ ныне покойного Dr. A. Cronquist о намечаемом L. A. S. Johnson выделении 3 новых родов из *Casuarina* L. На мой вопрос Dr. A. Cronquist (личное сообщение, июнь 1991) о причине отсутствия этих родов в последней его книге (Cronquist, 1988) он ответил, что считает их «местными». Это можно понимать так, что при описании флоры ограниченной территории некоторые авторы преувеличивают значение признаков и придают родовой статус секциям и подродам. Между тем роды *Allocasuarina, Ceuthostoma* и *Gymnostoma* включены в книгу Brummitt как самостоятельные (см. рисунок), а, скажем, род *Krylovia* Schischk. (*Asteraceae*) даже в качестве синонима в нее не попал. Среди синонимов *Prunus* L. нет *Armeniaca* Scop., но *Amygdalus* L. и *Persica* Mill. имеются, что вызывает недоумение. Подобные примеры можно привести по родам из многих семейств.

Конечный этап подготовки рецензируемой книги совпал с возникновением мощной тенденции стабилизации номенклатуры (сперва ботанической, а затем и зоологической). В соответствии с решением XIV Международного ботанического конгресса (Берлин, 1987 г.) в начале 1989 г. был образован Специальный комитет по названиям текущего использования (НТИ) — Special Committee on Names in Current Use (NCU) (Greuter, 1991). В научной прессе, в частности в лондонском журнале «Nature», появилась серия заметок («писем редактору») систематиков и несистематиков с призывами к стабилизации биологической номенклатуры. Заголовки этих заметок красноречивы: «Таксономическая нестабильность продолжает раздражать» (Crisp, Fogg, 1988), «Остановить таксономистов» (Barnett, 1989), «Таксономическая стабильность» (Hawksworth, 1989), «Таксономисты и стабильность» (Mayr, 1989), «Время для изменений в таксономии» (Bremer et al., 1990).

Специальный комитет по НТИ начал подготовку списков названий родов и семейств (по разным группам растений) текущего использования. В 1992 г. эти списки должны быть сведены воедино и опубликованы в «Regnum Vegetabile». Кроме того, Специальный комитет разослал в крупнейшие ботанические учреждения мира предварительные «Списки названий текущего использования» (Lists of names in current use).

Brummitt — один из крупнейших таксономистов, признанный номенклатор [как я предлагаю именовать вслед за К. Линнеем (1989 : 20) специалистов по биологической номенклатуре], секретарь Комитета по сосудистым растениям, сделав первую часть своего труда близкой (по составу родов) к «Списку НТИ», не мог иметь намерения нанести вред мировой ботанической номенклатуре. Международная ассоциация таксономистов растений, под эгидой которой составлялись Списки НТИ [их предполагается утвердить на XV Международном ботаническом конгрессе (далее — Конгресс) в Токио, 1993 г.], тоже, по-видимому, не исходила из соображений нанесения вреда научной номенклатуре. Одновременно на Конгрессе может быть утверждена и новая статья 15bis Международного кодекса ботанической номенклатуры (далее — Кодекс), посвященная новому статусу «защищенных названий текущего использования» («protected names in current use»). В соответствии с предлагаемой статьей 15bis все названия родов, вошедшие в Список НТИ и принятые Конгрессом, получат статус nomes protectum и будут считаться «законсервированными против ранних омонимов», а прочие названия, не включенные в список, не будут являться конкурирующими синонимами (Greuter, 1991 : 672, Art. 15bis.2). Здесь более всего настораживает часть фразы «не включенных в список конкурирующих синонимов», ибо именно сюда могут попасть «местные» или какие-то мало известные роды либо, напротив, широко известные, но по тем или иным соображениям непризнаваемые.

Как указано выше, в рецензируемой книге отсутствуют некоторые всем знакомые родовые синонимы, воспринимаемые частью систематиков как самостоятельные роды. Так как книга выправлена по Списку НТИ, у меня возникло опасение, что такой двойной удар (книга Brummitt и Список НТИ) по Кодексу может его дискредитировать. Любые изменения в Кодексе, а тем более столь революционные, как принятие статьи 15bis и списка nomina protecta, должны производиться после консультаций со специалистами по группам. В соответствии с действующим Кодексом и традициями номенклаторов при всех решениях предполагаются осторожность, отсутствие поспешности. Об этом говорил и Cronquist в своем выступлении «Знаем ли мы, что делаем?» (Improving..., 1991 : 301—311) на Симпозиуме в Кью. Статья 15bis, если будет принята, вызовет к следующему после токийского конгрессу волну предложений по выведению из Кодекса многих статей, прежде почитавшихся наиболее важными.

Кажется невероятным, что таксономисты, выступающие в качестве номенклаторов, могли создать препятствия не только преемственности номенклатурной традиции, восходящей к Alph. De Candolle, но и дальнейшему развитию теории номенклатуры, связанной с именами J. Briquet, H. Hallier и др. При изменении Кодекса, которое произойдет в случае принятия статьи 15bis, такая преемственность будет полностью нарушена. Систематик будет вынужден, отстаивая свою прежнюю, вполне законную в рамках Кодекса позицию, употреблять новые названия только потому, что прежние остались за чертой Списка НТИ. Представляется, что новое бедствие будет масштабнее волны переименований O. Kuntze.

Разное отношение ботаников к объему родов не может прекратиться по постановлению Конгресса. Ясно, что «отмена» родов только потому, что они сочтены несуществующими Комитетом по НТИ, Секцией номенклатуры Конгресса, наконец, самим Конгрессом, не остановит систематиков. Одни просто не будут следовать решению Конгресса, другие опишут «новые» роды (взамен «отмененных» прежних). Поэтому *операционные* или *действующие названия*, расцениваемые как *родовые* или как *синонимы* родовых названий (*operational*, or *real synonyms*, как я предлагаю их называть), должны оставаться конкурирующими на законной основе.

Справочник, составленный в Кью как бы для внутреннего пользования, оказался чем-то вроде тарана для разрушения стены, которая прикрывает пока Кодекс, а вместе с ним и номенклатурно-таксономическую элиту от воздействия прагматически настроенной массы ботаников и их единомышленников из смежных полей деятельности. Удивительно или неудивительно, что таран подготовлен представителями именно высшей касты таксономистов?

К. Линней, составляя «Систему природы», имел дело с тысячами видов. Нынешний систематик растений имеет дело со значительно бóльшим количеством классифицируемых единиц. Многим кажется, что в век компьютеров задача классификации легко разрешима. Но компьютеризация как метод накопления и систематизации информации (без аналитической работы исследователей) не спасет таксономию. А. Л. Тахтаджян (1987 : 17) специально подчеркивает необходимость тщательного «таксономического и филетического взвешивания признаков» для решения вопроса о месте рода или другого таксона в системе. На примере рода *Emblingia* F. Muell. видно, сколь трудным бывает установление систематической принадлежности. Компьютер бессилен в разрешении подобных «загадок природы».

Можно лишь надеяться на то, что предложение о реформе номенклатуры не будет принято на Конгрессе в Токио. Достаточно просмотреть сборник материалов Симпозиума, посвященного стабильности номенклатуры (Improving..., 1991), чтобы убедиться в основательности доводов систематиков, выступивших против обсуждаемого проекта. Для принятия «новой исходной даты номенклатуры» вместо 1753 г. (предложение Greuter в том же сборнике; Improving..., 1991 :

210) необходимо весьма обстоятельное обсуждение с участием систематиков всех стран.

Подзаголовок рецензируемой книги, первые фразы «Предисловия» (приведенные в начале рецензии), номера семейств, используемые в Гербарии Кью, и звездочки у названий родов, отсутствующих в коллекции Кью (см. рисунок), — все это свидетельствует о замысле, более скромном, нежели конечный результат — рецензируемая книга. Она уже, несомненно, стала прекрасным пособием для работающих в Гербарии Кью. Помимо этого, для всех таксономистов сосудистых растений и для всех авторов, работающих над созданием систем цветковых (от семейства и выше), книга Brummitt — неоценимый справочник.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жилин С. Г. Порядок казуариновые (*Casuarinales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 290—293. — *Жилин С. Г.* Семейство казуариновые (*Casuarinaceae*) // Мир растений. Цветковые растения. Двудольные. Подкласс Магнолииды и др. М.: Просвещение, 1992. С. 326—330. — *Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 453 с. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 440 с. — *Barnett J. A.* Stop taxonomists // Nature. London, 1989. Vol. 338. P. 547. — *Bremer K., Bremer B., Karis P. O., Källersjö M.* Time for change in taxonomy // Nature. London, 1990. Vol. 343. P. 202. — *Crisp D. J., Fogg G. E.* Taxonomic instability continues to irritate // Nature. London, 1988. Vol. 335. P. 120—121. — *Cronquist A.* The Evolution and Classification of Flowering Plants. 2 ed. N. Y.: Bot. Gard., 1988. 555 p. — *Greuter W.* (20—41). Proposals to amend the Code, and report of Special Committee 6B: Provisions for granting nomenclatural protection to listed names in current use // Taxon. 1991. Vol. 40. N 4. P. 669—677. — *Hawksworth D. L.* Taxonomic stability // Nature. London, 1989. Vol. 337. P. 416. — *Improving* the Stability of Names: Needs and Options // Proc. Int. Symp. Kew, 20—23 February 1991. Königstein, 1991. 358 p. (Regnum Vegetabile. Vol. 123). — *Mayr E.* Taxonomists and stability // Nature. London, 1989. Vol. 339. P. 654.

С. Г. Жилин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 IX 1992

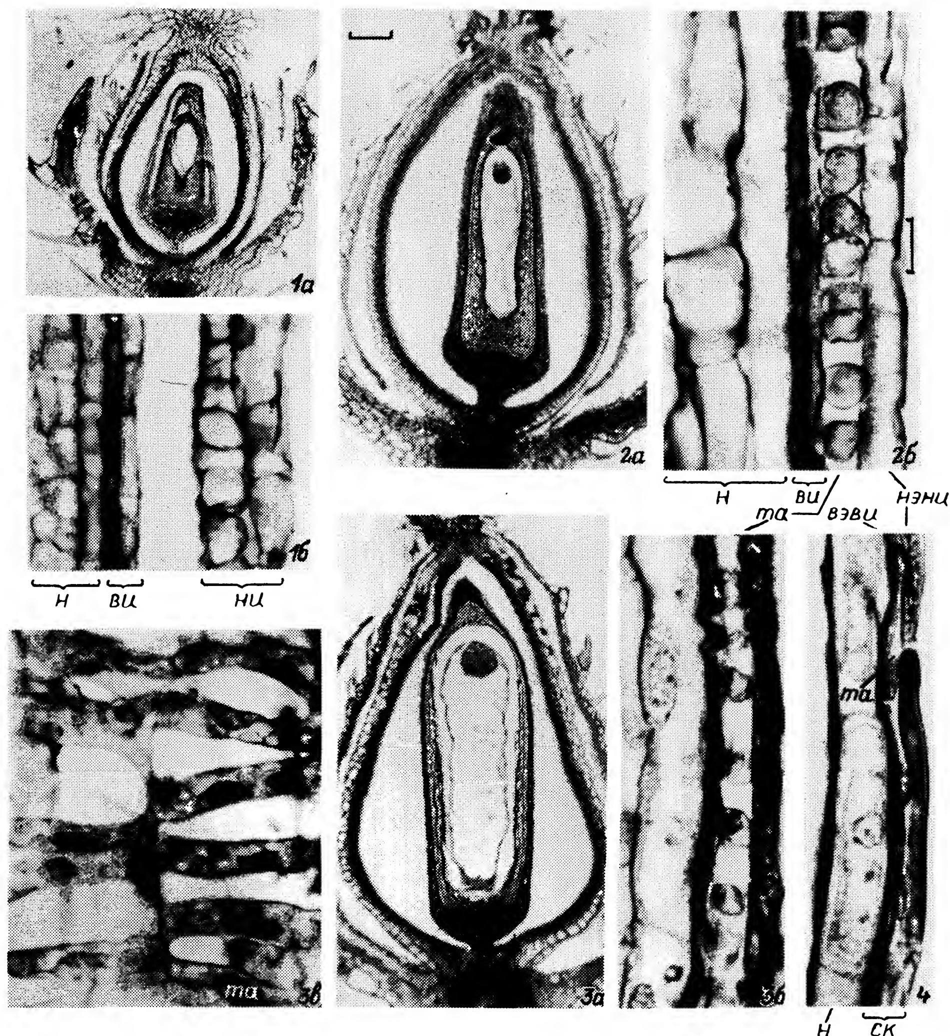


Таблица I. Развитие семенной кожуры *Urtica dioica* (крупно показаны фрагменты продольных медианных срезов).

1а — семязачаток; *1б* — интегументы; *2а* — семя; *2б* — семенная кожура на стадии раннего глобулярного зародыша; *3а* — семя; *3б*, *3в* — семенная кожура на стадии глобулярного зародыша (*3в* — тестальная аэренхима на продольном тангенциальном срезе); *4* — семенная кожура во время нахождения зародыша на стадии «торпеды». *ви* — внутренний интегумент, *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *ск* — семенная кожура, *та* — тестальная аэренхима. Масштабная линейка: *1а, 2а, 3а* — 100; *1б, 2б, 3б, 4* — 10 мкм.

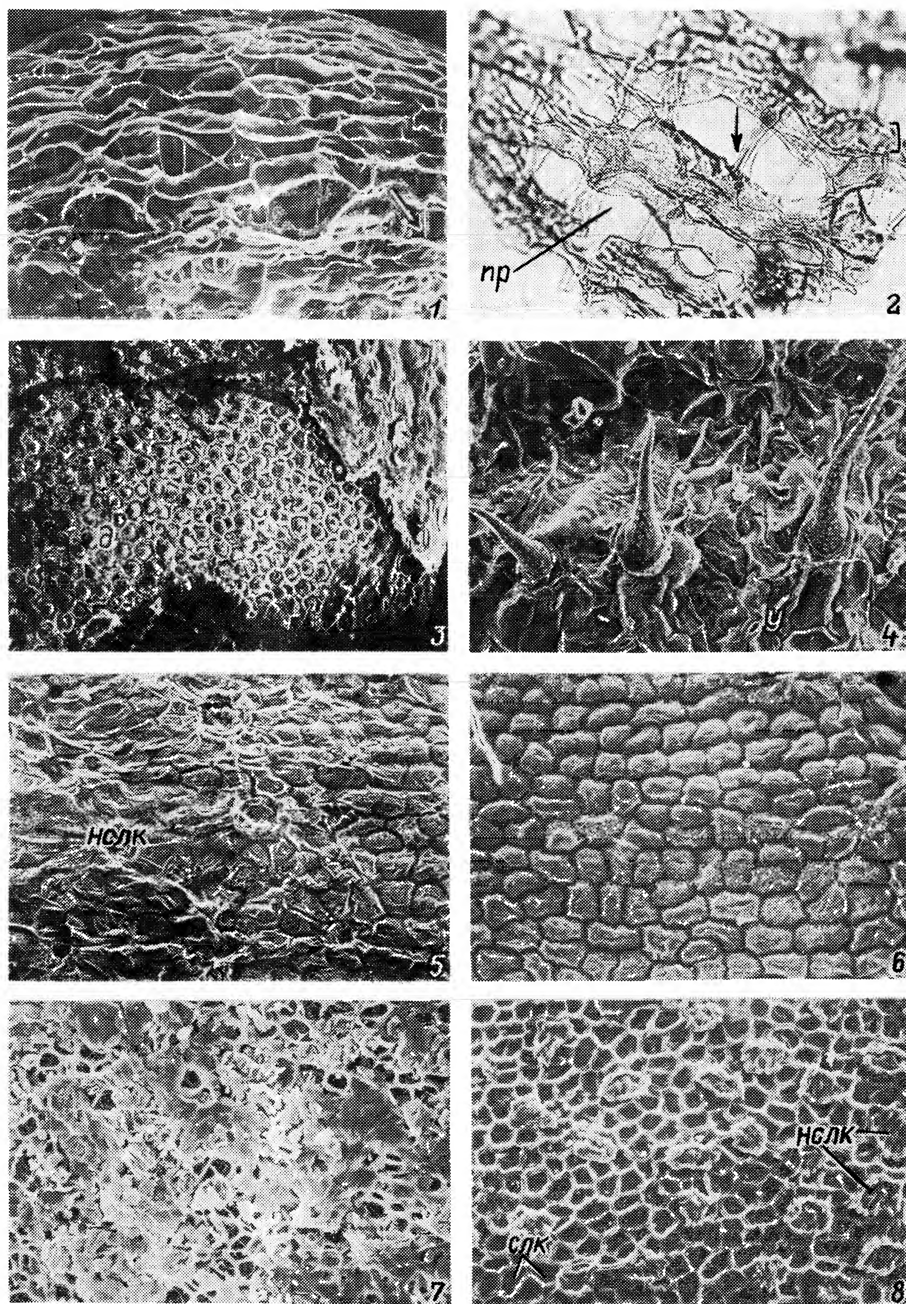


Таблица II. Морфология семенной кожуры (*1*, *2*) и ультраскульптура поверхности кристаллоносного слоя (*3*), перикарпия (*5—8*) и антокарпия (*4*) *Urtica dioica*.

д — друзы в полости клеток, *нслк* — не содержащие слизь клетки, *пр* — перфорации, *слк* — слизевые клетки, *у* — устьица; стрелками обозначены клетки тестальной аэренхимы. Масштабная линейка — 10 мкм. *1*, *3—8* — СЭМ; *2* — СМ.

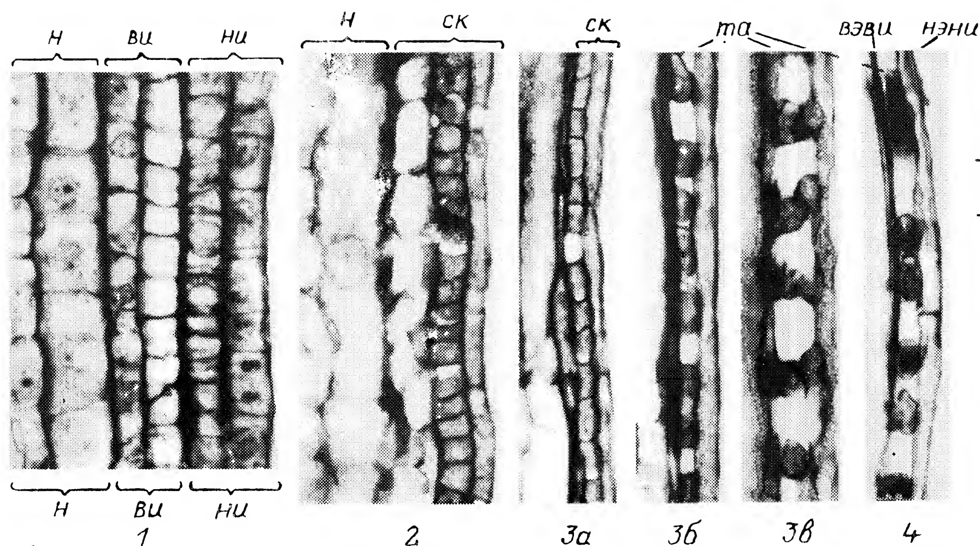


Таблица III. Развитие семенной кожуры *Urtica cannabina* (показаны фрагменты продольных медианных срезов).

1 — интегументы зрелого семязачатка; семенная кожура: *2* — на стадии глобулярного зародыша, *3а—3в* — во время достижения зародышем 1/2 окончательной величины (*3а* — в верхней части семени, *3б* — в средней, *3в* — в основании), *4* — у почти зрелого семени. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка — 10 мкм.

Таблица IV. Морфология семенной кожуры (*1, 2*) и ультраскульптура поверхности перикарпия (*3, 4*) *Urtica cannabina*.

Обозначения те же, что и на табл. II. Масштабная линейка — 10 мкм. *1, 3, 4* — СЭМ; *2* — СМ.

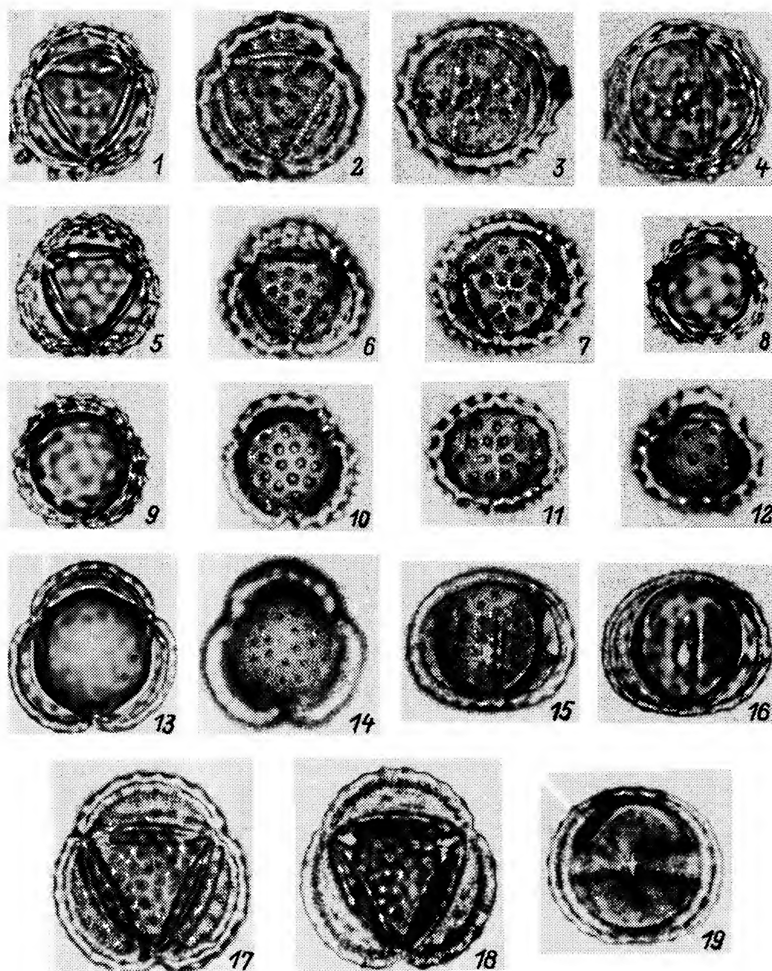


Таблица. Ископаемая (*1—4*) и современная (*5—19*) пыльца различных видов *Ambrosia*.

1—4 — *A*. cf. *artemisiifolia*, юг Приморского края, культурный слой финального неолита; *5—7* — *A*. *artemisiifolia*, юг Приморского края; *8—12* — *A. trifida*; *13—16* — *A. ilicifolia*; *17—19* — *A. dumosa*. *9—11* — юг Приморского края; *8*, *12—19* — США, Аризона. *1—19* — СМ, × 1500.

CONTENTS

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 2.